


AD ASTRA PER ASPERA
Charles Sedgwick Minot.



ARCHIV

FÜR

ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

FORTSETZUNG DES VON REIL, REIL U. AUTENRIETH, J. F. MECKEL, JOH. MÜLLER, REICHERT U. DU BOIS-REYMOND HERAUSGEGEBENEN ARCHIVES.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. WILHELM HIS,

PROFESSOR DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG,

UND

DR. EMIL DU BOIS-REYMOND,

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT BERLIN.

JAHRGANG 1896.

ANATOMISCHE ABTHEILUNG.

LEIPZIG,

VERLAG VON VEIT & COMP.

1896.

ARCHIV

FÜR

ANATOMIE

UND

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

ANATOMISCHE ABTHEILUNG DES

ARCHIVES FÜR ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE,

ZUGLEICH FORTSETZUNG DER

ZEITSCHRIFT FÜR ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON

PROF. W. FLEMMING IN KIEL, PROF. A. FRORIEP IN TÜBINGEN, PROF. C. HASSE IN BRESLAU, PROF. V. HENSEN IN KIEL, PROF. J. KOLLMANN IN BASEL, PROF. C. V. KUPFFER IN MÜNCHEN, PROF. G. RETZIUS IN STOCKHOLM, PROF. NIC. RÜDINGER IN MÜNCHEN, PROF. L. STIEDA IN KÖNIGSBERG, PROF. HERM. WELCKER IN HALLE

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. WILHELM HIS,

PROFESSOR DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG.

JAHRGANG 1896.

MIT ZAHLREICHEN ABBILDUNGEN IM TEXT UND ACHTZEHN TAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON VEIT & COMP.

1896.

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig.

Inhalt.

Seite

Neue Beobachtungen über sehr frühe Entwickelungsstufen des menschlichen Eies.

Von

F. Graf v. Spee

ausserordentlichem Professor und Prosector am anatomischen Institut in Kiel.

(Hierzu Taf. I.)

I. Nachtrag zu der menschlichen Keimscheibe mit offenem Canalis neurentericus und Medullarfurche.

Zu der früher von mir gegebenen Beschreibung einer menschlichen Keimscheibe[1] habe ich einige ergänzende Beobachtungen anzuführen, welche erst mit Hülfe eines von diesem Objecte angefertigten Wachsplattenmodells gewonnen worden sind.

An dem Modell ergab sich eine geringe Drehung des Embryo um die Längsachse und dadurch eine geringe Asymmetrie der Keimscheibe, die beim blossen Studium der Serie nicht zu erkennen war, in directen Zeichnungen ganzer Ansichten, die ich früher gegeben habe, zwar zum Ausdruck kommt, aber nicht sehr prägnant, so dass sie damals nicht besonders erwähnt wurde.

Im einzelnen zeigte sich: 1. Ueber die der Länge nach convexe Dorsalfläche der Primitivstreifenregion (die im Ganzen rechtwinklig zur dorsalen Fläche der Region der Medullarplatte steht) verläuft die Primitivrinne S-förmig gekrümmt. 2. Die dorsale Fläche des Bauchstiels fällt schräg nach rechts ab. 3. Die ganze rechte Seite der Keimscheibe ist gegen die linke sonst symmetrische ein wenig cranialwärts verschoben. 4. Das Cranialende der Chordaanlage im Entoblastniveau verläuft ventralwärts umgebogen und endet gleichzeitig mit

[1] Die Beschreibung dieses Objectes findet sich in *diesem Archiv*. 1889. S. 159 u. ff.

dem Vorderrande der Medullarplatte. 5. Das in den Bauchstiel hineinragende Divertikel des Dottersackes (Allantoisgang oder Bauchstielgang) verläuft mit leichten zickzackförmigen Krümmungen ungefähr in medianer Richtung hinter dem caudalen Ende der Amnionhöhle eine Strecke weit chorionwärts und dorsalwärts. Die Figg. I u. II und deren Erklärung können zur Erläuterung dieses Verhältnisses dienen; erstere stellt einen nach dem Modell construirten halbschematischen Medianschnitt vor, letztere giebt eine Seitenansicht des Embryonalgebildes, deren Umrisse (mit Ausnahme des Bauchstielganges) einer nach dem frischen Praeparat mit der Camera lucida entworfenen, früher nicht publicirten Zeichnung entsprechen, bei durchfallendem Licht. In beiden Zeichnungen ist das mittlere Keimblatt roth, der Entoblast (bezw. seine Höhle) blau, der Ektoblast grau oder schwarz bezeichnet und die Keimscheibe besonders hervorgehoben.

Speciell betreffs des Medianschnittes dieses Embryos möchte ich zum Ueberfluss nochmals meine frühere Angabe wiederholen, dass vorn vom Canalis neurentericus der sogen. Chordaentoblast und die Medullarplatte dicht zusammenliegen und dass auch im Vorderumfang des Canalis neurentericus der Ektoblast unter Beibehaltung der vollen Dicke, die er im Bereich der Medullarplatte besitzt in den Bereich des sog. Chordaentoblasten einbiegt und die Anlage der Chorda mit grösster Wahrscheinlichkeit Elemente des Ectoblasten besitzt.[1] Im Uebrigen enthält die Figurenerklärung alle erforderlichen Aufschlüsse.

Beim Vergleich dieses Embryo mit andern Embryonen werde ich ihn kurz als Embryo *Gle* bezeichnen.

Anmerkung: Um einem Missverständnisse vorzubeugen, mache ich auf einen Wiederspruch aufmerksam, der in einer von P. Mall[2] gegebenen Skizze eines Sagittalschnittes meines Embryo *Gle* enthalten ist. Hier ist in der caudalen Abtheilung des Schnittes Bauchstielgang, Primitivstreif, Canalis neurentericus getroffen, und demnach dieser Theil des Schnittes ein Medianschnitt. Cranial vom Canalis neurentericus liegt in der Nähe

[1] Keibel hat es übersehen (Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. *Morphologische Arbeiten.* 1893. III. S. 76.) dass ich diese Angabe zur Zeit in meinem früheren Aufsatze über die menschliche Keimscheibe schon gemacht habe und wird auch aus meiner früheren Arbeit (*Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 414—323) keine Bestätigung für seine Behauptung finden, ich hätte die Verbindung der in die Chordabildung eingehenden Keimblatttheile mit dem Ektoblasten nicht genügend gewürdigt; der Nachweis dieser Continuität der Keimschichten bildet gerade einen Hauptpunkt meiner damaligen Untersuchung an Meerschweinchen und Kaninchenkeimen, deren wesentlichste Befunde der zuletzt genannte Aufsatz kurz zusammenfasst.

[2] F. P. Mall, Early human Embryos and the mode etc. *The John Hopkins Hospital Bulletin.* 1893. Nr. 36. S. 13 des Aufsatzes.

der Medianlinie der menschlichen Keimscheibe *Gle* kein mittleres Keimblatt, sondern es liegen hier dicht in Contact zusammen die sogenannte Chordaentoblastplatte und die Bodenplatte der Medullarfurche; mittleres Keimblatt findet sich kranialwärts von der durch den Canalis neurentericus gelegten Tranversalebene nur in seitlichen Theilen des Keimes.

Mall zeichnet nun aber auch in der cranialwärts vom Canalis neurentericus gelegenen Parthie seiner Skizze des Sagittalschnittes eine Mesodermlage. Dieser Theil seiner Zeichnung stellt demnach das Verhalten eines sehr lateral geführten Sagittalschnittes der Keimscheibe dar. Im Ganzen giebt demnach die Längschnitt-Skizze Mall's für die vorn vom Canalis neurenter.cus das Verhalten lateraler Theile, für die hinter dem Canalis neurentericus das Verhalten medianer Theile der Keimscheibe wieder. — Welcher Umstand zu dieser Combination geführt hat ist mir nicht klar. Für den speciellen Zweck den Mall in seinem Aufsatz verfolgt, kommen die obigen Verhältnisse zwar nicht weiter in Betracht. Aber diejenigen, die meine frühere Beschreibung des Embryo *Gle* nicht gelesen haben, könnten durch das Mall'sche Bild doch zu einer irrthümlichen Anschauung über den Mesodermverlauf in der menschlichen Keimscheibe gelangen. Diesem möchte ich möglichst hierdurch vorbeugen.

II. Ein menschliches Ei mit ovaler Keimscheibe (ausschliesslich Primitivstreifenregion).

Unter sechs sehr jungen menschlichen Eiern von ungefähr ähnlichem allgemeinen Verhalten in Bezug auf Grösse und Zottenbesatz, die ich im Laufe der letzten fünf Jahre zu untersuchen Gelegenheit hatte, traf ich eins, welches durch vortreffliche Conservirung und den Umstand, dass es durch eine acute Ursache zur Ausstossung kam, in jeder Hinsicht das Vertrauen verdient, dass es normal entwickelt ist und gleichzeitig eine so frühe Entwickelungsstufe aufweist, wie sie meines Wissens — abgesehen etwa von dem Reichert'schen[1] und vielleicht einem kürzlich von Mall[2] vorläufig beschriebenen Ei, über dessen Verhältnisse ich auf S. 19 meine Meinung darlege, nie zur Beobachtung gekommen ist. Die Embryonalanlage dieses Eies ist viel jünger als die Embryonalanlage *Gle*, deren Medianschnitt soeben besprochen wurde, und besitzt eine nur 0·4 mm lange

[1] Reichert, Beschreibung einer frühzeitigen menschlichen Frucht u. s. w. *Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften zu Berlin* aus dem Jahre 1873. Berlin 1874.

[2] F. P. Mall, Early human embroys etc. *John Hopkins Hospital Bulletin.* 1893. Nr. 36 und A human embryo of the second weeck. *Anatomischer Anzeiger* VIII. Jahrg. 1893. S. 630.

ovale Keimscheibe, die ganz und gar noch im Stadium der Primitivstreifenbildung sich findet.

Herr Professor v. Herff, dessen Freundlichkeit ich diese so höchst junge menschliche Frucht verdanke, theilte mir mit, dass dieselbe nach genau fünfwöchentlicher Menopause, wahrscheinlich in Folge der heftigen Erkrankung der Mutter an Influenza am zweiten Tage (nach wieder einge tretener Blutung) abortirt und gleich in schwachem Spiritus aufbewahrt wurde.

Das mir zugestellte Praeparat war ein geöffneter Deciduasack mit einer geschlossenen Fruchtkapsel. Ich habe dasselbe in Pikrinschwefelsäure gelegt und nachher mit stärkerem Alkohol nachbehandelt, weil so nach meiner Erfahrung blasige Gebilde ziemlich sicher vor dem Collabiren geschützt werden.

Die gegen das Uteruslumen convex vorragende Fruchtkapsel (Decidua reflexa) war platt oval, ihr längster Durchmesser 9 mm parallel zur Fläche der Serotina (über eine sehr beschränkte etwas ausgezogene Stelle hingemessen sogar 11 mm). Ihr zur Serotina senkrechter Durchmesser, die Serotina-Dicke selbst mitgerechnet, betrug $6^1/_2$ mm. Die freie Kuppe dieser Fruchtkapsel war dünnwandiger als die ihrer Basis näher gelegenen Theile, wie sich bei der Praeparation nach Oeffnung derselben später zeigte. Diese Stelle mag vor der Alkoholbehandlung also wohl durchscheinend gewesen sein (Narbe der Fruchtkapsel Reichert's). Der grösste Durchmesser der Fruchtkapselhöhle war 7 mm; ihre Wanddicke betrug kaum $^1/_2$ mm. Sie war von einer starren Blutmasse vollkommen erfüllt und vielleicht gedehnt, in welcher wie eingemauert das Ei sass. Dieses war, soweit ich es bei der weiteren Praeparation beurtheilen konnte, schon überall reichlich mit Zotten besetzt. Doch liess sich eine erschöpfend genaue Untersuchung der Eioberfläche wegen des überall zwischen die Zotten eingedrungenen[1] Blutes nicht direkt machen, auch waren die Durchmesser des Eies direkt nicht genau messbar. Jedenfalls war der grösste Ei-Durchmesser sammt Zottenbesatz erheblich kleiner als die Durchmesser der Fruchtkapselhöhle, die zu 7 mm und $5^1/_2$ mm veranschlagt werden müssen. Ich taxire daher die äusseren Ei-Durchmesser auf 6 mm und $4^1/_2$ mm, letztere senkrecht zur Serotinafläche. Für den Binnenraum des Chorion habe ich den Krümmungsradius mit dem Zirkel an Paraffinschnitten bestimmt und darnach einen Durchmesser von 4 mm berechnet, den ich aber freilich für zu klein taxire; zudem ist die Messung nicht einwandsfrei, da das Ei, wahrscheinlich ein etwas abgeplattetes Gebilde, ungleiche Krümmung in verschiedenen Richtungen hat, auch keine Garantie dafür besteht, dass die überhaupt an

[1] Den Bluterguss halte ich für nicht normal. In der Fruchtkapsel des Embryo *Gle* fehlt er.

den Paraffinschnitten vorhandene Krümmung der Eiwand noch die ursprüngliche sei. Die Dicke des Chorion betrug 0·09 mm; die der Zotten an der Wurzel 0·16 bis 0·18 mm, sie treten, wo sichs untersuchen liess in Abständen von 0·2 mm bis 0·78 mm von einander auf. Fig. 11.

Das Chorion wurde an dem der Decidua serotina abgekehrten Pole zwischen zwei Pincetten aufgerissen. Unter dem Chorion erscheint dann zunächst eine dünne Lage kernarmen filzigen Bindegewebes, von welchem sich meist leicht das Chorion abhebt und welches die grosse Coelomspalte des Eies direkt begrenzt. Nach Durchreissung dieser unter Flüssigkeit erschien ein merkwürdigerweise mit einer Luftblase erfüllter Raum von 1 mm Durchmesser. Ich bin einem solchen schon früher einmal begegnet, weiss aber nicht, ob man dieses Vorkommen als etwas normales oder als eine postmortale Gasbildung ansehen soll. Den Rest des Eies füllten nicht zellige fädige Gerinnsel, in derem Grunde, an der der Decidua serotina anliegenden Eiseite das Embryonalgebilde unsichtbar verborgen lag. Es kam erst zur Anschauung nachdem durch eine langwierige und vorsichtige, nur bei direktem Sonnenlicht ausführbare Praeparation ein Gerinnselfädchen nach dem andern mit Pincetten und scharfen Nadeln entfernt worden war.

Als dasselbe schliesslich vollkommen freigelegt war, wurde es in der Ansicht von der linken Seite mit der Camera lucida gezeichnet. Dies Bild ist Fig. 1.

Die Embryonalanlage.

Die Embryonalanlage besass die Gestalt eines länglichen, dicken nur mit dem einen Ende an der Innenseite des Chorions haftenden im übrigen aber ganz frei ins Innere der Eihöhle (d. h. die periembryonale Mesodermspalte, Exocoelom Selenka's) hineinragenden Zapfens. Sein längster Durchmesser beträgt 1·84 mm und trifft die Chorioninnenfläche sehr spitzwinklig, etwa wie eine Sekante einen Kreisbogen, so dass die eine Seite des Zapfens (und zwar ist dies die kraniale) der Chorioninnenfläche sehr dicht gegenüber lag. Eine oberflächliche Querfurche grenzt an dieser Embryonalanlage zwei elliptische Abtheilungen gegeneinander ab, Fig. 1e. Die grössere von beiden bildet den freien Pol des Zapfens und erweist sich durch die spätere Untersuchung als der relativ sehr grosse Dottersack, Fig. 1d. Die kleinere der beiden Abtheilungen enthält in ihrer der Chorioninnenfläche nahe anliegenden Seite einen allseitig geschlossenen Hohlraum, nämlich die von Ektoblast ausgekleidete Amnionhöhle, im übrigen aber ist sie ein compakter, aus Mesodermgewebe bestehender Strang, Fig. 1b, der von der Mesodermbekleidung der Dottersackwand aus, fast $^3/_4$ des Amnion, das wie in ihn hineinversenkt erscheint, umgreifend ins Chorion übergeht. Dieser Theil

ist der eigentliche Haftstiel der Embryonalanlage und ihre einzige Verbindung mit dem Chorion. Sie entspricht dem Schwanzknoten des Primitivstreifs und dem His'schen Bauchstiel späterer Stadien. Die genauere Untersuchung an Schnitten zeigte weiter: 1. dass in den Haftstrang vom Dottersack aus ein mit Entodern ausgekleideter blind endender Gang Allantoisgang (Bauchstielgang) hineinragte (siehe Fig. III), 2. dass der dem Dottersack anliegende Theil der ektoblastischen Auskleidung der Markamnionhöhle aus cylindrischen Zellen besteht, eine dicke Platte bildet und offenbar der in die Bildung der Keimscheibe eintretende Theil des Ektoblasten ist, der ringsum in die sonst sehr dünne ektoblastische Auskleidung der Amnionhöhle übergeht. Die Ebene der Keimscheibenregion des Embryonalzapfens steht etwa senkrecht, d. h. radiär zur Chorioninnenfläche und mit dem Kopfende dieser zunächst. Fig. III.

Der Embryonalzapfen wurde in Zusammenhang mit einem Stück Chorion in Paraffin eingebettet und, um die Keimscheibenregion möglichst quer zu ihrer Längsaxe zu schneiden, in der Richtung von der Implantationsstelle am Chorion aus zum freien Dottersackpole hin der Länge nach in eine lückenlose Serie von $^1/_{100}$ ^{mm} dicken Schnitten zerlegt.

Der Versuch eine Flächenansicht der Dorsalseite der Keimscheibe vorher zu gewinnen, war voraussichtlich ohne Zerstörung mancher der wichtigsten Verhältnisse nicht ausführbar, wurde daher nicht unternommen. Nachher habe ich jedoch nach der Schnittserie ein Plattenmodell in 100 maliger Vergrösserung hergestellt und nach diesem ein Bild der Dorsalansicht der Keimscheibe und ihrer nächsten Umgebung in 50 maliger Vergrösserung angefertigt. Fig. 2.

Die Keimscheibe zeigt darnach einen ovalen Umriss und eine mediane Furche zwischen etwas ungleich in transversaler Richtung dorsal convexen Seitentheilen. Zugleich schmiegt sich die Dorsalfläche der Keimscheibe der Gestalt der Amnionhöhle an und ist demnach im Ganzen concav. Fig. 1.

Direct genommene Maasse des Embryonalzapfens. Längster Durchmesser 1·84^{mm}. Durchmesser der Einschnürungsstelle 0·475^{mm}. Ungefähr senkrecht zu deren Ebene ist die grösste Länge des Dottersacks 1·054^{mm}; des Amnion sammt Haftstrang 0·76^{mm}. — Grösste Breite der beiden letzteren zusammen 0·76^{mm}. Grösste Breite des Dottersacks 1·083^{mm}; ebenso die Dicke.

Am Modell genommene Ergänzungs-Maasse, (durch 100 dividirt und hierdurch auf die natürliche Grösse reducirt): Länge der Keimscheibe 0·37^{mm}; Breite derselben 0·23^{mm} (das ist die Ektoblastplatte der Keimscheibe). Höhe der Amnionhöhle bis 0·34^{mm}. Dicke des Haftstrangs mit Amnion 0·62^{mm}. Länge des Allantoisgangs 0·35^{mm}.

Was den **Verlauf der Keimblätter** anlangt, so ist derselbe in allen wesentlichen Punkten ähnlich wie in dem Ei mit dem Embryo *Gle.* Eine sehr weite periembryonale Mesodermspalte trennt den Mesodermüberzug des Chorions von dem des Embryonalzapfens bis auf die Implantationsstelle des Bauchstiels, wo beide zusammenhängen. Am Embryonalzapfen selbst muss der Mesodermüberzug des Dottersacks als Darmfaserblatt, der des Amnion als Cutisblatt bezeichnet werden. Beide treffen sich im Umfang der eingeschnürten Zone des Embryonalzapfens, welche die Keimscheibenregion enthält und von deren caudalem Ende aus das Mesoderm-Gewebe des Haftstrangs zum Chorion zieht. Entlang dieser Einschnürung verschmelzen Cutis nnd Darmfaserblatt und bilden eine nicht gespaltene Mesodermlage die zwischen die Epithelbekleidung des Amnion und Dottersacks medianwärts in den Bereich der Keimscheibe selbst, eingeschoben ist.

Als eigentliche Keimscheibenregion kann nur derjenige Theil der eingeschnürten Zone des Embryonalzapfens gelten, welcher nicht vom Gewebe des Haftstrangs eingenommen wird, sondern wo Wand des Dottersacks und der Amnionhöhle einander parallell liegen.

In ihren Bereich geht der Entoblast ohne merkliche Aenderung seiner allgemein im Dottersack vorhandenen Beschaffenheit ein; dagegen beginnt die sonst überall sehr dünne, einschichtige aus platten Zellen zusammengesetzte Ektoblastauskleidung der Amnionhöhle gleich am Rande der Keimscheibenregion sich dadurch zu verdicken, dass ihre Zellen, wie bereits erwähnt, höher und schmäler cylindrisch werden. In den medianer gelegenen Theilen der Keimscheibe werden sie am höchsten. Ihre Höhe beträgt hier 0·035 mm bis 0·04 mm und ist gleich der Dicke der Keimscheibe an der betreffenden Stelle, in dem die Zellen wie bei Keimscheiben anderer Säugethiere dicht nebeneinandergedrängt durch die ganze Dicke des Keimscheibenektoblasts durchgehend, in einschichtiger Lage stehen, obwohl ihre Kerne bald höher bald tiefer in ihnen liegen und daher scheinbar mehrere übereinander geschichtete Reihen bilden. Alle zur Theilung sich anschickenden Kerne, die an den zahlreichen, im Detail freilich verklumpten Mitosen in grosser Anzahl in den Schnitten unzweifelhaft sich verrathen, liegen aus der Zone ruhender Kerne herausgerückt ganz nahe der der Amnionhöhle zugekehrten Fläche der Ektoblastplatte.

Im Ganzen bildete der Ektoblast der Keimscheibe eine leicht ovale Scheibe, von 0,37 mm (— 0,4 mm) Längs- und 0,23 mm Querdurchmesser, die in der Längsrichtung conform der allgemeinen Rundung der Amnionhöhle gekrümmt (dorsal-concav) und entlang der Medianlinie sanft geknickt ist, so dass sie auf der dorsalen Seite eine seichte, nicht scharf begrenzte Furche trägt Fig. 2, an der ventralen (dem Mesoblast zugewandten) Seite aber mit einer medianen stumpfen Firste vorspringt. Beides kommt in den, im

Wesentlichen quer zur längeren Dimension der Keimscheibe geführten Durchschnitten Figg. 4 und 5, zum Ausdruck.

Ueber den Zusammenhang der Keimblätter im Keimscheibenbereich kann ich leider nicht ganz befriedigende Auskunft geben, weil hier die Keimblätter — offenbar durch Insulte bei der Praeparation — von einander gewichen waren.

Ein Zusammenhang vom äusseren und mittleren Keimblatt ist in seitlichen Theilen der Keimscheibe nicht zu erwarten. Ich fand auch hier sehr deutlich zwischen beiden abgehoben und gefärbt in den Schnitten eine sog. Membrana prima, wie man sie als Scheidewand zwischen getrenntlaufenden Schichten des Meso- und Ektobast fast immer nachweisen kann. In der Medianlinie der Keimscheibe aber fehlt diese continuirliche Grenzscheide; an ihrer Stelle liegen nur einige fasrig-körnige Niederschläge, so dass die Möglichkeit offen bleibt, dass hier zwischen Meso- und Ektoblast eine Verbindung bestanden habe. Dies Verhalten fand sich auf vielen Schnitten. Ich suchte vergeblich nach positiveren Beweisen dieses, für die Primitivstreifenregion charakteristischen Zusammenhangs, der auch im Embryo *Gle* so deutlich war und der bei Säugethieren allgemein gefunden wird. Der Mesoblast reichte bis in die Medianlinie der Keimscheibe, war aber stellenweise zersprengt, stellenweise ebenso wie der Entoblast dieser Gegend in Falten zusammengeschoben. Meso- und Entoblast lagen vielleicht deswegen an vielen Stellen, besonders am cranialen Ende der Keimscheibe streckenweise ohne sichtbare Grenze aneinander, so dass ich die Möglichkeit eines Zusammenhanges beider, obwohl ich einen solchen für ganz unwahrscheinlich halte, auf Grund einer positiven Beobachtung nicht ausschliessen kann. Bei dem älteren Embryo *Gle* fand sich hinter dem Canalis neurentericus (Primitivstreifenregion) sicher keine Schichtenkontinuität des Ento- und Mesoblastes.

Die Wände des Dottersackes scheinen beinahe von allen Theilen der Embryonalanlage die am meisten in der Entwickelung fortgeschrittenen. Die Auskleidung der Dottersackhöhle bildet eine durchweg einschichtige, aus cubischen Zellen bestehende Entodermlage. Ihre mesoblastische Ueberkleidung bildet unregelmässige Buckel und Höcker, die besonders an dem dem Keimscheibenbereich abgewandten Dottersackpole äusserlich wie kleine Zapfen vorspringen; siehe Fig. 1. An solchen Stellen finden sich jedes Mal Blutinseln zwischen Meso- und Entoblast eingelagert, die den ersteren stark vortreiben, in dem Verlauf des letzteren aber keine grosse Unregelmässigkeit bringen. Immerhin verläuft der Entoblast in der Gegend der Blutinselbildung etwas mehr wellig als sonst wo, auch zeigen seine Zellen hier mehr Variation in Grösse, Färbung und gegenseitiger Stellung.

Hin und wieder schiebt sich eine auffallend gross · und hell gewordene Entoblastzelle stark mesoblastwärts, ev. zwischen zwei Blutinseln hinein vor.

Diese Verhältnisse könnten als passive Begleiterscheinungen der lebhaften Bildung von Blutinseln in dieser Gegend sich erklären lassen. Indessen machen die Befunde, welche ich an Dottersäcken menschlicher Eier späterer Entwickelungsstadien gefunden habe, noch eine andere Erwägung nöthig. Die erwähnten Unregelmässigkeiten der Entoblastzellen finden sich nämlich schon bei dem wenig älteren Embryo *Gle* stärker ausgeprägt. Bei Embryonen der dritten und vierten Woche treibt dann der Entoblast dieser Dottersackgegend echte Drüsenschläuche mit schmalem Halse und bauchig aufgetriebenen blinden Endstücken mesoblastwärts aus, die in noch späteren Perioden, z. B. Foeten der 9. Woche schon in allen Theilen des Dottersacks dicht beisammen auftreten und Seitensprossen treiben, die mit benachbarten Drüsenschläuchen und Blutgefässen in Contact kommen. Es entsteht so ein Drüsengewebe, dessen Bau ich am ehesten einem einfachen Lebergewebe vergleichen möchte, dessen Epithelzellen lebhaft Fett produciren und stellenweise 2 bis 14 Kerne in sich auftreten lassen. Ein genauerer Bericht hierüber wird demnächst folgen.

Es wäre daher denkbar, dass die schon bei dem hier beschriebenen jüngsten Embryo gefundenen Unregelmässigkeiten im Entoblastverlauf der distalen Dottersackparthie den Anfang der später so deutlichen Drüsenbildung repraesentirten.

Hervorzuheben ist noch, dass die Bildung der Blutinseln bei diesem Embryo in viel geringerer Entfernung von der Keimscheibe aufhörte als im Embryo *Gle*, und dass die jüngsten Stadien von Blutinseln der Keimscheibe am nächsten, die ältesten am distalen Dottersackpole lagen.

Hinter dem caudalen Ende der dicken Ektoblastplatte der Keimscheibe entsendet die Dottersackhöhle das schon erwähnte 0·41 mm lange blind endende Divertikel (Allantoisgang, Bauchstielgang) in den aus Mesoderm bestehenden Haftstrang (= Bauchstiel His) hinein. Derselbe steigt in der Medianebene hinter der caudalen Seite der Amnionhöhle von letzerer durch eine ziemlich dicke Mesodermmasse geschieden, Fig. 2, mit schwacher Zickzackbildung chorionwärts an, Fig. 3 und Fig. III, Al. Sein Lumen ist stellenweise erweitert, meist sehr eng und öffnet sich mit trichterförmiger Erweiterung in die Dottersackhöhle. Dieser Gang ist im Verhältniss zur Keimscheibe ganz ungemein lang, und dürfte daher wohl schon sehr früh angelegt worden sein. Er könnte zur Bestimmung des Kaudalendes der Embryonalanlage Verwerthung finden, wenn einmal bei noch jüngeren Stadien menschlicher Embryonen alle Anhaltspunkte für die Bestimmung der Medianlinie fehlen und hat auch mir schon in dem hier vorliegenden Falle in dieser Hinsicht wichtige Hülfe geleistet. Für die Auffindung der

Längsachse bietet eine kleine, noch wenig differenzirte Keimscheibe wie diese so wenig sichere Anhaltspunkte, dass ein Entscheidungsmerkmal mehr von hohem Werthe ist.

Bei der Unmöglichkeit mir vor dem Mikrotomiren meines Praeparats eine Dorsalansicht der Keimscheibe zu verschaffen, musste ich auf gut Glück eine solche Schnittrichtung wählen, die mir möglichst senkrecht zur muthmasslichen Keimscheibenlängsachse zu liegen schien. Ich schnitt in Ermangelung besserer Anhaltspunkte quer zur grössten Längendimension der Amnionhöhle. Einige der erhaltenen Durchschnitte cranialwärts aufeinanderfolgend nummerirt geben die Fig. 6 bis Fig 9. Erst nach Fertigstellung des Plattenmodels erkannte ich, dass die Anmionhöhle sich hinten etwas assymetrisch nach rechts ausdehnte, ich daher die Keimscheibe etwas schräg zu ihrer dorsalen Längsfurche nämlich im Winkel von 110° getroffen hatte. Es erscheint zwar von vornherein wahrscheinlich, dass diese Furche in medianer Richtung liege. Ausser Zweifel wird die Richtigkeit dieser Auffassung aber erst durch die Thatsache gesetzt, dass der Entodermgang des Haftstrangs in derselben Ebene wie diese Furche der Ektoblastplatte und fast rechtwinklig zur allgemeinen Ebene der benachbarten caudalen Parthie der Keimscheibe aufsteigt; denn ganz ähnliche Verhältnisse finden sich auch am caudalen Ende des älteren Embryo *Gle.*, wo auch der Entoblastgang ziemlich in medianer Ebene verlief. Die Verhältnisse des Embryo *v. H.* schliessen also durchaus ungezwungen an sicher gut gekannte Verhältnisse des Caudalenendes älterer menschlicher Embryonen an und eine durch seinen Entoblastgang und die dorsale Furche seiner Keimscheibe gelegte Ebene, darf sicher als Medianebene betrachtet werden. Die sanften zickzackförmigen Biegungen des Ganges dürften darauf hinweisen, dass die Embryonalanlage während ihres Wachsthums bis zu vorliegendem Stadium, vor allem wohl bei Auftreten der Mesodermspalte Aenderungen ihrer Stellung zum Chorion durchgemacht habe; dass sie reine Zufälligkeiten seien, erscheint unwahrscheinlich, da sie auch beim Embryo *Gle.* gefunden wurden. Ich habe die genauen Lageverhältnisse des Ganges zum Amnion und seinen Verlauf im Bauchstiel durch die Figg. 2 und 3 zur Darstellung gebracht. Fig. 3 ist eine nach der Serie hergestellte Construction der Topographie des Entoblastganges bei 50 maliger Vergrösserung im Medianschnitt. Fig. 2, die nach dem Plattenmodell gezeichnet ist, enthält ausser der Dorsalansicht der Keimscheibe auch die des Dottersacks und der Schnittflächen, entlang denen die chorionwärts gelegenen Theile des Amnions und Haftstranges mit dem Querschnitt des Entoblastganges darin abgetrennt wurden. Der dieser Figur beigefügte Pfeil zeigt die Lage der Schnittrichtung zur Längsfurche der Keimscheibe an. Beide schneiden sich wie schon bemerkt in einem Winkel von etwa 110°.

Die assymetrische, etwas stärkere Ausdehnung des caudalen Theiles der Amnionhöhle nach rechts, die in dem Profilbilde Fig. 1 sich der Wahrnehmung entzieht, und erst am fertigen Modell von mir gefunden wurde (Fig. 2), kann kein bei der Praeparation entstandenes Kunstproduct sein, sondern gehört wohl in die Kategorie der vorübergehenden Wachsthumsassymmetrieen, denen man bei jungen Säugethierkeimen überhaupt häufig begegnet und die in höheren Graden der Ausbildung die Drehungen der Embryonalanlagen veranlassen. Bemerkenswerth ist, dass bei Embryo *Gle* (s. S. 2) in dem Umstand, dass die Dorsalfläche des Bauchstiels nach rechts abfällt auch eine stärkere Ausdehnung der Amnionhöhle nach dieser Seite zum Ausdruck gebracht wird.

Auch die Keimscheibe des Embryo *v. H.* zeigte Assymmetrieen der Wölbung ihrer Seitentheile, die ich jedoch zum Theil ganz bestimmt auf eine durch die Praeparation erzeugte Verlagerung zurückführen kann, da sie an einer Stelle besonders auffällig waren, an welcher ich durch einen unglücklichen Zufall mit der Praeparirnadel das Object etwas eingedrückt hatte.

Die gesammte vorhandene Anlage der Keimscheibe ist offenbar nur ein Stück der fertigen Primitivstreifenregion. Von einer Differenzirung der Medullarplatten und Chorda-Anlage war keine Spur vorhanden. Sie würde sich an Durchschnitten dadurch verrathen müssen, dass das mittlere Keimblatt in der Medianlinie fehlt. Dies traf jedoch nirgends zu. Das mittlere Keimblatt war hier überall vorhanden. Trotzdem ich seinen Zusammenhang mit dem Ektoblasten, wegen der Zersprengung hier nicht nachweisen konnte, lässt sich durch Ausgeschlossensein anderer Bildungen der Beweis führen, dass nur Primitivstreifenregion vorliegen kann. Sie reicht durchaus bis an das craniale Ende der Keimscheibe, hat aber ihre definitive Länge noch nicht erreicht, da sie im Embryo *Gle* erheblich länger (0·53 mm) als im vorliegenden Falle (*v. H.*) gefunden wird, wo die ganze Keimscheibe nur 0·37 mm lang war (in beiden Fällen ohne Bauchstiel).

Unter den am Primitivstreifen unterscheidbaren Theilen ist der Schwanzknoten, der den Haftstrang ausmacht, bereits ein mächtiges Gebilde. Von einem sog. Kopfknoten (Hensen'schen Knoten) ist noch nichts zu bemerken. Durch dieses Zusammentreffen ist die menschliche Keimscheibe der des Meerschweinchens ähnlich. — Weitere Aufschlüsse über die Primitivstreifenregion ergeben sich aus dem folgenden.

Vergleich des Embryo *v. H.* mit dem Embryo *Gle*:

Figg. II und III geben Profilansichten, erstere des Embryo *Gle*, letztere des Embryo *v. H.* bei annährend gleicher Vergrösserung. Ihre allgemeinen Umrisse sind entsprechend den mit der Camera lucida gezeichneten Profil-

ansichten der betreffenden Objecte entworfen, nicht blos erdachte schematische Darstellungen. Nur der am ganz gelassenen Object nicht sichtbare Bauchstielgang ist nach Maassgabe der durch die Schnittserie und Modellirung gewonnenen Kenntnisse in die Zeichnung eingetragen, seine Ausdehnung ebenso wie die des Dottersackraumes blau gehalten. Verlauf der Ectoblastschichten sowie die Keimscheibe ist schwarz, die Amnionhöhle grau, der Mesoblast durchweg roth dargestellt. Kleine Unregelmässigkeiten seines Verlaufs sind nicht berücksichtigt (z. B. Blutinseln).

Ein Blick auf beide Figuren lehrt ohne Weiteres, dass im Embryo *v. H.* alle diejenigen Theile der Keimscheibe fehlen, die im Embryo *Gle* ihre Dorsalseite dem Chorion zuwenden; mit diesen fehlen zugleich die unmittelbar daran schliessenden Theile des Amnion und Dottersacks, deren Wachsthum von dem der Keimscheibe unzertrennlich ist. Das sind zusammengefasst alle cranial von einer hinter dem Canalis neurentericus durchgelegten Transversalebene befindlichen Theile des Embryo *Gle*. In dem Vorhandensein dieser Theile besteht (abgesehen von den allgemein grösseren Dimensionen) der am meisten in die Augen springende Fortschritt des Stadiums *Gle* gegenüber dem Stadium *v. H.*; er besteht in einem Zuwachs, der beinahe ebenso gross ist, als der ganze Umfang des Embryo *v. H.* und enthält sämmtliche Organanlagen des Stadiums *Gle*, die gegenüber dem Stadium *v. H.* als Neuformationen erscheinen. An diesem Zuwachs sind relativ am stärksten Theile der Keimscheibe selbst betheiligt, welche letztere bei Embryo *Gle* viermal so lang ist als beim Embryo *v. H.*

Dem gegenüber sind die kaudalsten Parthien beider Embryonalanlagen sich fast ganz gleich, kaum durch Grösse deutlich voneinander verschieden. Die Masse des Bauchstiels hat sich keineswegs vermehrt, der Entodermgang desselben sich kaum verlängert. Auch die Stellung der caudalen Abtheilungen beider Embryonalgebilde zum Chorion ist identisch.

Nun hat aber doch die Ausbildung der im Embryo *Gle* hinzugekommenen Theile eine sehr starke Verschiebung des kranialen Keimscheibenendes und des Dottersacks herbeigeführt. Sie kommt im Ganzen wohl darauf hinaus, dass das kraniale Ende der Keimscheibe wie von einem festen Punkte am Haftstrang aus, im Wachsthum allen andern Theilen voraneilt, wobei die Amnionhöhle ihr folgt und der Dottersack aus seiner Lage dicht am Chorion weggedrängt und in tiefer liegende Theile der Coelomspalte hineingedreht wird. In Fig. III ist durch den schwarzen Pfeil die Wachsthumsrichtung der Keimscheibe, durch den blauen Pfeil die Verlagerung des Dottersacks erläutert. Während dieser theilweise passiven Verschiebung vergrössert sich der Dottersack hauptsächlich wohl durch Zuwachs entsprechend, den neu sich anbildenden Theilen der Keimscheibe, also in den an letztere anschliessenden und im Ganzen cranial gelegenen Theilen. Dabei scheint sich

jene beim Embryo *Gle* sehr breite Dottersackregion auszubilden, in der sich keine Blutinseln finden (s. das Schema Fig. I). Fast scheint es mir, dass dabei die ganze im Embryo *v. H.* ausgebildete Dottersackparthie von der Keimscheibe abgedrängt und beim Embryo *Gle* ganz unten in dem hintern, etwas spitzen Pol des Dottersacks wieder zu finden ist. Die Aehnlichkeit des Umrisses beider ist wohl durch zu erkennen (Figg. II und III).[1]

Auch die Vertheilung der Blutinseln im Embryo *Gle*, die auf diese Gegend beschränkt sind, bringt mich auf die obige Vermuthung. Zu dem scheint dies mit der Hauptwachsthumsrichtung dieser Periode gut übereinzustimmen, insofern kranial eine Menge der erheblichsten Neugestaltungen zur Entwickelung gekommen sind, um das Stadium *v. H.* in das Stadium *Gle* überzuführen, während am Caudalende des Keims dieser Periode im Allgemeinen sehr geringfügiges Wachsthum wahrgenommen wird. Die Primitivstreifenregion des Embryo *Gle* verharrt sogar noch beinahe in derselben Stellung, (radiär zur Chorioninnenfläche) wie in Embryo *v. H.*, ist nur um 0·16 mm länger geworden und besitzt eine dickere Mesoblastlage in ihrer cranial vom Schwanzknoten gelegenen Abtheilung. Da in ihren medianen Theilen der Ektoblast mit dem Mesoblast continuirlich zusammen hängt, wie es allgemein bei Säugethieren gefunden wird, ist es nicht zu bezweifeln, dass dieser Zusammenhang auch beim Embryo *v. H.*, so lange dieser unverletzt war, vorhanden gewesen ist.

Es hat nach dem Gesagten ganz den Anschein, als wenn die Zeit vom Stadium des Embryo *v. H.* zu dem des Embryo *Gle* für das Mesoderm des Haftstranges, seinen Entodermgang und für den Caudaltheil des Primitivstreifens eine fast absolute Wachsthumspause sei. Sie scheinen im Embryo *v. H.* unverhältnissmässig gross. Da sie im Embryo *Gle* sich nicht sichtlich vergrössert haben und bei einem menschlichen Embryo mit sieben Urwirbeln, den ich früher abgebildet habe,[2] zwar absolut ein wenig länger und durch die Gefässversorgung im Innern verändert aber im Ganzen relativ noch kleiner erscheinen als im Embryo *v. H.* und *Gle*, so scheint der Schluss gerechtfertigt, dass diese Gebilde bereits im Stadium *v. H.* eine Grösse besitzen, die bis etwa in die Zeit der Urwirbelbildung ausreichend ist.

---

[1] Der Dottersack junger menschlicher Eier besitzt fast immer eine quere Einschnürung an der distalen Seite. His erwähnt eine solche (*Anatomie menschlicher Embryonen.* I. S. 143), ich fand sie beim Embryo *Gle* sowie einem zweiten nicht beschriebenen Embryonalgebilde ähnlicher Entwickelungsstufe. Beim Embryo *Gle* sah ich am ganz frischen Object noch eine zweite die paralell dem Keimscheibenrand an der Grenze des Bereichs der Blutinseln hinlief. Beide sind in Fig. II durch bogenförmige Linien am Dottersack angedeutet.

[2] *Mittheilungen für den Verein schleswig-holstein'scher Aerzte.* 1887. H. 11. St. 8.

Ergebnisse und Rückschlüsse auf frühere Stadien.

Die Befunde am Embryo *v. H.* fördern die Anschauung über die früheste Entwickelung des Menschen in mehrfacher Hinsicht.

Principiell Neues in Bezug auf den Keimblätterverlauf ergiebt sich zwar gegenüber den am Embryo *Gle* gewonnenen Anschauungen nicht. Immerhin werden dieselben für ein ganz erheblich jüngeres Entwickelungsstadium thatsächlich bestätigt. Auch wird die von der Grösse des Dottersackes des Embryo *Gle* abgeleitete Ansicht, dass das menschliche Ei zur Zeit des ersten Auftretens der Mesodermspalte kaum grösser als 1 mm gewesen sei, nicht nur durchaus gestützt, sondern insofern erweitert, als nach dem Durchmesser des Dottersackes von 1·08 mm beim Embryo *v. H.*, der stark im Wachsen begriffen ist, und der gleichzeitig schon sehr weiten Mesodermspalte (3 bis 4 mm Durchmesser) zu urtheilen, der Schluss gewiss berechtigt ist, dass das Ei zur Zeit des Auftretens der Mesodermspalte höchstens 0·8 mm Durchmesser habe. Wahrscheinlich ist es zu dieser Zeit noch kleiner. Zur Zeit der ersten Anlage des Mesoblastes dürfte der Durchmesser nicht mehr als 0·5 mm gemessen haben. Dies scheint mir auch die einzige Möglichkeit, eine Erklärung anzubahnen, dass bei einer so ungemein kleinen Primitivstreifenregion, wie sie im Embryo *v. H.* vorliegt, doch eine so gewaltige Mesoblastentwickelung im Chorion, Bauchstiel, Dottersack überall vorhanden ist, die zu ihrer Entwickelung immerhin eine erhebliche Zeit gebraucht haben muss.

Es scheint fast undenkbar, dass die gewiss noch kleinere Primitivstreifenregion früherer Perioden diese Massen geliefert hat. Wahrscheinlich ist eine kleine Mesodermmasse von einem ganz frühen Stadium des Primitivstreifens geliefert, die nachträglich selbständig weiterwächst. Ihre Entfaltung dürfte, wie bei Thieren, am caudalen Ende früher und rascher vor sich gehen auch ihre Spalte (Mesodermspalte) hier früher auftreten als in cranialeren Partieen. Dies scheint in gutem Einklang mit der Thatsache, dass an der caudalen Seite des Embryo *v. H.* die Mesodermspalte sehr weit, am cranialen dagegen so schmal ist, als hätten sich hier die Theile der Embryonalanlage erst kürzlich vom Chorionmesoderm gelöst. (Siehe Figg. I u. III.)

Bezüglich der Stellung der Embryonalanlage ist bemerkenswerth, dass diejenige Lage der Keimscheibe (Primitivstreifenregion), in welcher ihre dorsale Seite der Haftstelle des Haftstranges am Chorion zugekehrt ist, während die Keimscheibenlängsaxe zur freien Chorioninnenfläche fast radiär steht, die primäre ist und von den caudalen Theilen lange Zeit, bis in die Periode der Urwirbelbildung, fast unverändert beibehalten wird.

Dass die Keimscheibe in einer zur Primitivstreifenlängsachse rechtwinkeligen Stellung cranialwärts auswächst, dürfte als Ausdruck eines extrem raschen Wachsthums der Medullarplatten gelten. Desgleichen ist die dorsale Einknickung, welche die Urwirbelgegend des Embryo mit sieben Urwirbeln besitzt, zu erklären, die ganz bestimmt kein etwa durch die Schwere des Dottersackes hervorgerufenes Artefakt sein kann, wie ich aus dem Verhalten dieses Embryos entnehmen muss. Diese Einknickung ist später (schon bei Embryonen mit 13 Urwirbeln) ausgeglichen durch ventrale Krümmung des Schwanzendes. Hierbei dreht sich der Embryo zugleich um die Längsaxe, so dass seine linke Seite sich dem Chorion zukehrt. Der Erfolg davon ist, dass dann der Bauchstiel (Allantois) an die ventrale Seite des Embryonalkörpers zu liegen kommt und von hier aus nach links, d. h. chorionwärts zieht.

Andeutungen dieser Bewegung erscheinen schon im Embryo *v. H.* (durch asymmetrische Ausdehnung der Amnionhöhle nach rechts) deutlicher im Embryo *Gle.* Ihre volle Ausführung vertheilt sich also über eine sehr lange Periode.

Die überraschende Kleinheit der Amnionhöhle im Embryo *v. H.*, ihre fast kugelige Form, der sich sogar die Flächenkrümmung der Keimscheibe anpasst, scheint mir dringend darauf hinzuweisen, dass sie sich unter ganz besonderen Verhältnissen entwickelt habe. Mir ist kein Fall bei Thieren bekannt, wo durch Bildung sich entgegenwachsender Falten der allgemeinen Keimhaut eine so kleine Amnionhöhle bei einem so primitiven Zustand der Keimscheibe geschlossen wird. So scheint mir nichts übrig zu bleiben, wenn wir überhaupt unsere bei Thieren gewonnenen Kenntnisse für die Erklärung der Verhältnisse menschlicher Eier zu Hülfe nehmen wollen, als die Annahme, dass das Amnion des Menschen innerhalb des Bereichs einer Art Invagination der Keimhaut, wie bei Thieren mit vorübergehender sog. scheinbarer Keimblattumkehr sich bildet.

Hier werden thatsächlich topographische Verhältnisse geschaffen, welche die Entstehung sehr kleiner Amnionhöhlen im höchsten Grade begünstigen, indem die Ammnionfalten im Bereich der Invagination der Keimhaut von Anfang an sehr dicht beisammen auftreten, daher rasch zur Vereinigung kommen können.

Es sind aber noch nicht die allerkleinsten Amnionhöhlen, die auf solche Weise gebildet werden, sondern diese werden dann beobachtet, wenn ein solider Zellballen aus dem Bereich des Ektoblasten der Keimblase schon vor dem Auftreten des mittleren Keimblattes dadurch ausgeschaltet wird, dass anstatt einer offenen Invagination ein solider Zellzapfen des Ektoblasts den Entoblast gegen die Keimhöhle einstülpend, gegen das Eiinnere vorwächst und sich dann vom Ektoblasten abschnürt. Solches ist seit Bischoff

u. A. von Hensen,[1] Selenka[2] beim Meerschweinchen gefunden, über dessen Verhalten auch ich selbst zahlreiche Erfahrungen gesammelt habe. In einer modificirten Form wird ein ähnlicher Vorgang von Selenka[3] für das Ei des fliegenden Hundes (Pteropus edulis) beschrieben. Die Amnionhöhle tritt in den beiden angeführten Fällen im Innern der soliden, schon abgeschnürten Ektodermkugel auf und ist beim ersten Erscheinen von minimalem Umfang. Später fehlt das Stadium des Proamnion am Kopfende wie auch beim Menschen.

Während die Invagination der Keimhöhle beim Meerschweinchen persistirt und das Ei dann einen ganz besonderen Entwickelungsgang innehält, der für die Weiterentwickelung des menschlichen Eies nicht in Betracht kommen kann, gleicht sich dieselbe bei Pteropus edulis wieder aus, wenn das Ei grösser wird. Vordem dies aber geschieht, liegt in letzterem eine Disposition der Epithelhöhlen vor, die ohne Weiteres als Vorstufe des menschlichen Embryo *v. H.* imponirt, nämlich: eine allseitig geschlossene, sehr kleine Amnionhöhle versenkt in eine Einstülpung des auch geschlossenen relativ grossen Dottersackes, das Ganze umschlossen von einer einschichtigen Ektoblastblase, dem späteren Chorionektoblast.

Ein solches Stadium scheint mir thatsächlich die unumgängliche Vorstufe für die Verhältnisse zu sein, die im Embryo *v. H.* vorliegen. In derselben würden zunächst noch die einander zugekehrten Flächen der Grenzblätter (Ekto- und Entoderm) dicht an einander liegen. Dann beginnt — so denke ich mir den Gang der Entwickelung weiter — zugleich mit dem Auftreten der Amnionhöhle und der Differenzirung des Keimscheibenektoblastes die Mesodermentwickelung am caudalen Ende desselben, dicht an der Innenfläche des Chorionektoblasts und bildet hier einmal dünnere Mesodermlagen die sich überall zwischen Chorionektoderm und die von ihm eingeschlossenen Blasen der Grenzblätter einschieben und zugleich die dickere Mesodermmasse des Schwanzknotens des Primitivstreifens um die caudale Seite des Amnion zum Chorion hin. Durch Auftreten der Mesodermspalte wird dann das ganze Embryonalgebilde (Amnion, Dottersack und Keimscheibe) bis auf die Implantationsstelle des Haftstranges (Bauchstiels, Schwanzknoten des Primitivstreifens) von Chorion getrennt. Damit ist das Entwickelungsstadium des Eies mit dem Embryo *v. H.* erreicht.

Dieser Rückschluss scheint mir so ungezwungen und naheliegend, dass ich die grösste Zuversicht habe, er werde sich in allen wesentlichen Punkten

---

[1] V. Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Meerschweinchens und Kaninchens. *Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte.* 1876. Bd. I.

[2] E. Selenka, *Studien zur Entwickelungsgeschichte der Thiere.* 1884. Heft III.

[3] Derselbe, *Ebenda.* 1892. Heft V. Nr. 5. Taf. XLI.

als richtig erweisen. Der Umstand, dass schon anderweitig eine specielle Aehnlichkeit des menschlichen und des Fledermauseies sich ergiebt,[1] wie auch Duval[2] betont, kann meiner hier dargelegten Ansicht nur noch grössere Wahrscheinlichkeit sichern. Zunächst dürften die gemachten Erwägungen für die Praeparation jüngerer Eier des Menschen der Berücksichtigung werth sein.

Bemerkungen in Bezug auf einige von anderen Autoren gemachte Beschreibungen junger menschlicher Embryonalanlagen.

Zusammenstellungen der Literatur über die jüngsten bekannt gewordenen Embryonalanlagen des Menschen sind früher von His,[3] neuerdings von Keibel[4] und theilweise von Mall[5] im Anschluss an je ein von den beiden zuletzt genannten Autoren beschriebenes neues menschliches Ei gegeben worden. Ich wiederhole diese Literaturaufzählung daher nicht sondern citire nur die Beschreibung derjenigen Embryonen, welche als jünger erscheinen könnten als mein Embryo *v. H.* Streng genommen kommt hier wohl bloss das von Reichert[6] beschriebene Ei in Betracht. Die von Warthon-Jones,[7] Breus,[8] Mall beschriebenen Eier sind annähernd gleichaltrig, oder vielleicht wenig älter als mein Embryo *v. H.*

Ueber den Blätterverlauf in diesen Eiern erfahren wir mit Ausnahme des Eies von Mall die spärlichsten Angaben. Die Autoren finden an der der Serotina anliegenden Seite ein kugeliges oder knötchenförmiges Gebilde, das als Embryonalanlage aufgefasst wird. In allen Fällen ist das Mesoderm und die Mesodermspalte schon offenbar vorhanden. Also kann das im Innern des Eies von den Autoren gesehene kugelige Gebilde (Embryonalanlage) nach jetzigem Standpunkte unserer Kenntnisse nichts anderes als der Dottersack sein, der frei in die Eihöhle vorragt und die anderen Theile der Embryonalanlage verdeckt. Irgendwelche Aufklärung über frühere Enwickelungsverhältnisse, die nicht aus dem Embryo *v. H.* zu entnehmen sind, gewinnen wir aus den Beschreibungen dieser Eier nicht, selbst nicht aus der

[1] Vergleiche meinen Embryo *Gle* und die Befunde van Beneden's betreffs der Fledermäuse im *Anatomischen Anzeiger.* 1888. S. 707—714.

[2] M. Duval, *Archives de l'anatomie de la physiologie.* 1895.

[3] W. His, *Anatomie menschlicher Embryonen.* Heft I. S. 147 ff.

[4] F. Keibel, Ein sehr junges menschliches Ei. *Dies Archiv.* 1890.

[5] F. Mall, Early human embryos u. s. f. *The John Hopkins Hospital Bulletin.* 1893. Nr. 36.

[6] Reichert, Beschreibung einer sehr frühzeitigen menschlichen Frucht u. s. w. *Abhandlungen der kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin.* 1873. S. 20 ff.

[7] Warthon Jones, On the first changes in the ova etc. *Philosophical Transactions of the r. s. of London.* 1837. II. S. 341.

[8] R. Breus, Ein Ei aus der zweiten Woche der Gravidität. *Wiener medicin. Wochenschrift.* 1877. S. 502—505.

Reichert'schen. In Bezug auf letztere habe ich meine Behauptung näher zu begründen. Nach sorgfältiger Durchsicht der Reichert'schen Abhandlung komme ich zu der Ueberzeugung, dass Reichert das Embryonalgebilde beim Praepariren im Innern der Eihöhle, was durch die Mesodermstränge und fädigen Gerinnselbildungen bei so jungen menschlichen Eiern in der That sehr schwierig sein kann, behutsam gemacht sein will, nur bei directem Sonnenstrahl gut gelingt, zerstört hat. Nur so scheint mir konnte es kommen, dass er vor der Praeparation eine sphärische Embryonalanlage gesehen hat, nach der Praeparation sie nicht mehr findet. Er macht sogar selbst die Angabe, die hierauf hinweist, dass nämlich von der Innenseite der „weisslich getrübten Stelle der Basilarwand" (Stelle der Embryonalanlage oder des Embryonalpols des Eies) Zellkörper sich abgelöst hätten und an Gerinnselfäden hingen. Gerinnselfäden findet man nun sehr gewöhnlich in der weiten Mesodermspalte junger abgestorbener menschlicher Eier.[1] Niemals tritt eine Gerinnung des Inhalts der Epithelhöhlen, weder des Amnion noch des Dottersacks bei menschlichen Eiern dieser Periode nach Alkoholbehandlung ein. Einmal schon deshalb; dann aber auch auf Grund von Reichert's Fig. 9 (Taf. IV), wo vom Zeichner an der Innenseite des Chorion ganz entschieden erkenntlich Mesodermgewebe abgebildet ist, (obwohl Reichert dies nicht angiebt, sondern es als gallertartigen Niederschlag auffasst, der auch in die Hohlzotten hineinzieht); endlich noch auf Grund seiner Angabe, dass der gallertartige Inhalt des Eies entlang dem Chorion und dem sphärischen Körper (= Embryonalanlage) „in eine festere Grenzlamelle" übergehen, halte ich es für so gut wie erwiesen, dass allenthalben Mesoderm im Ei vorhanden und der mit der gallertigen Masse ausgefüllte Hohlraum des Eies die periembryonale Mesodermspalte war. Die Beschreibung ihrer Wände und ihres Inhalts wie Reichert sie giebt ist makroskopisch durchaus zutreffend. Dass er bei der mikroskopischen Betrachtung zum Resultat kam, der Inhalt des Eies sei eine nicht zellige Gallertmasse, mag daher rühren, dass er nur den Inhalt aus der Mitte der Coelomhöhle untersuchte, der an mit Alkohol behandelten Eiern eine geronnene fädige Masse ist, das zellige Mesoderm an den Wänden der Coelemspalte aber gar nicht hiervon unterschieden und deshalb wohl nicht besonders untersucht hat. Somit dürfte auch von dem Reichert'schen Ei dasselbe gelten, wie für die andern angeführten menschlichen Eier. Es wäre Reicherts „sphärischer Körper" wirklich die Embryonalanlage, ihr ansehnlichster Theil der Dottersack. Ihr Durchmesser lässt sich nach Reicherts Zahlenangaben auf 1·5 mm be-

[1] Vergl. übrigens: G. Retzius, Ueber das Magma réticulé des menschlichen Eies. *Biologische Untersuchungen.* Stockholm 1890. Neue Folge, I. Nr. 3.

rechnen. Nach meinen Messungen an Reicherts Fig. 2 (Ansicht des Embryonalpols des Eies) verhalten sich die Durchmesser wie 1·5 : 1·75 mm. Sonach ist der Dottersack nur wenig kleiner als der meines Embryo *v. H.* die Kleinheit der Maasse des Reichert'schen Eies 5·5 : 3·3 mm rechtfertigt aber den Schluss, dass die Differenzirung des Amnion und des Bauchstiels noch nicht so fortgeschritten waren wie beim Embryo *v. H.*, vielleicht auch die craniale Seite des Dottersacks noch nicht vom Chorionmesoderm durch die Mesodermspalte getrennt war.

Das von Mall[1] beschriebene Ei, welches 10 : 7 mm Durchmesser hatte, einen Zottenkranz und zwei kahle Pole besass, halte ich kaum für jünger als meinen Embryo *v. H.* Ausserdem aber fürchte ich, dass Mall sich über den Blätterverlauf in seinem Embryo eine unrichtige Anschauung gebildet hat. Er hat in Folge dessen als er zuerst und vor mir die Befunde Selenka's über die Entwickelung des Eies von Pteropus edulis zur Erklärung der Verhältnisse menschlicher Eier zu verwerthen suchte, ein Entwickelungsschema des menschlichen Eies entworfen, welches mir durchaus unverständlich ist und durch die Befunde an meinem Embryo *v. H.* sich als unhaltbar erweist, wie folgende Betrachtung ergiebt. Mein Embryo *v. H.* ist hier in Fig. 3 in der Ansicht von links her abgebildet. Mall's[2] Schema seines Embryo (in Fig. 1 seiner Abhandlung) soll eine Ansicht von links sein, aber ist thatsächlich eine Ansicht von **rechts** her. Vergleicht man diese beiden Figuren so erhellt, dass der Blätterverlauf in beiden genau derselbe ist und symmetrisch liegt. Speciell verhält sich die Sache nach meiner Meinung so: die Stellung der Figur Malls ist derart, dass in ihr die craniale Seite des Embryonalgebildes abwärts gerichtet ist. Im Bauchstiel liegt dann: 1. zu unterst die wirkliche Amnionhöhle, deren Vorhandensein Mall gar nicht weiter berücksichtigt, 2. oberhalb derselben der Bauchstielgang. — Links am Bauchstiel liegt der Dottersack, doch ist derselbe dorsalwärts (in der Figur nach oben) durch irgend welchen Zufall umgeklappt und mit dem distalen Pole an den Bauchstiel angelagert. Ein Theil seiner Wand erscheint dann wie eine Invagination, deren Höhe freilich von mittlerem Keimblatt ausgekleidet ist und deshalb schon keine Amnionhöhle sein kann, wofür wenn ich recht verstehe, Mall dieselbe hält. Vielleicht gibt die in Aussicht gestellte ausführlichere Arbeit Mall's selbst nähere Aufklärung.

Ueber den histologischen Bau der Chorionhaut und ihrer Zotten.

Dieselben Zelllagen, welche man bei älteren Eiern des Menschen (z. B. bei dreiwöchentlichen) unterscheiden kann, finden sich schon beim Embryo

---

[1] **Mall**, a. a. O.

[2] *Anatomischer Anzeiger*. 1893. Jahrg. VIII. S. 632.

v. H. und zwar erweisen sich sowohl die Chorionhaut als die Chorionzotten in dieser Hinsicht gleichartig gebaut, nur mit dem Unterschied, dass die Innenfläche der ersteren von der periembryonalen Mesodermspalte begrenzt ist, während die Chorionzotten, durchaus von Mesodermgewebe ausgefüllt mit der periembryonalen Mesodermspalte in gar keine Beziehung treten. Die Zelllagen des Chorion von Innen nach Aussen gerechnet, sind: 1. eine dicke Mesodermmasse. 2. eine einschichtige Lage platter Ektoblastzellen (Chorionektoblast = Langhans'sche Zellschicht). 3. eine accessorische Umhüllungsschicht, die ich früher schlechthin für eine dem Ektoblasten zuzurechnende Epithelschicht angesehen habe, nunmehr für Bindegewebszellen halte und von mütterlichen Gewebe ableite. Letzteres werde ich unten zu begründen haben.

1. Was die Mesodermschicht anlangt, so erscheint eine jüngst von Merttens[1] gegebene Beschreibung derselben, im Allgemeinen auch zutreffend für das Chorion des Embryo *v. H.*

Ich finde darin zweierlei verschiedene Zellformen, die neben und durcheinander vorkommen. Einmal verästigte Zellen die in feine, wie es scheint, allen möglichen Richtungen ausstrahlende Fädchen auslaufen, deren Ende sich schliesslich nicht mehr verfolgen lässt, die aber wohl als Bindegewebsfasern angesehen werden müssen. Wo diese Zellen isolirt auftreten z. B. stellenweise im Bauchstiel, stellenweise in den Chorionzotten, erscheint der Mesoblast ausserordentlich kernarm. Meist scheinen die Zellen in ihrer Hauptausbreitung concentrisch den Oberflächen des Mesoblasts geordnet zu sein, doch ist dies nur bei einer sehr günstigen Schnittrichtung deutlich und kann daher der Beobachtung entgehen. Auch gehören kräftig gefärbte Praeparate dazu um die massenhaften feinen meist isolirt und wellig verlaufenden aber scharf contourirten Fasern der embryonalen Bindesubstanz zu sehen. Am Lichtbrechungsvermögen sind sie leicht von den dazwischen event. auftretenden Niederschlägen zu unterscheiden. — Zwischen diesen Bildungen finden sich grössere stark hervortretende spindelige Zellen mit ovalen Kernen, manchmal bündelweise dichter beisammen parallel liegend, etwa an glatte Muskelfasern erinnernd, bald durch weite offene Spalten ohne sichtbaren Inhalt von einander getrennt und bei oberflächlicher Betrachtung einer längsdurchschnittenen Gefässwand entfernt ähnlich. Der Längsverlauf dieser Fasern schliesst sich auffallend beständig der Krümmung der freien Mesodermflächen resp. ihrer vom Epithel überzogenen Fläche concentrisch an. Im Chorion verlaufen dieselben um die periembryonale Mesodermspalte und ihnen entsprechend verlaufen auch die Spalträume

[1] J. Merttens, Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie der menschlichen Placenta. *Zeitschrift für Geburtshülfe und Gynäkologie.* Bd. XXX. H. 1. S. 16 ff.

zwischen ihnen, wie es oben erwähnt wurde. Regelmässig biegen einzelne Züge von diesem Verlaufe schräg oder rechtwinkling ab und steigen in die Chorionzotten bis nahe an deren freies Ende hinauf. Auch auf diesem Wege liegen sie gewöhnlich bündelförmig beisammen, auch hier, wie Quer- oder Schrägschnitte der Zotten lehren, meistens neben scheinbar leeren Spalträumen, während sie andererseits von Fasern der verästelten Zellen umgeben und vielleicht gehalten werden.

In diesen Spalträumen des Mesoblasts des Chorions und ähnlichen, die im Bauchstielgewebe hier und da auftreten findet sich kein irgend sichtbarer Inhalt, weder Blut- oder Endothelbildende Zellen, noch Bindesubstanz noch Niederschläge. Man muss sie daher wohl, wenn man sie nicht als künstlich erzeugte Gewebsrisse ansehen will, wozu aber kein Grund vorliegt, als mit einer nicht gerinnbaren Flüssigkeit erfüllte Bindegewebsspalten ansehen. Die spindeligen Elemente des Bindegewebes kommen spärlich auch im Haftstrang (Bauchstiel) vor, wo sie in verschiedenen Richtungen verlaufen.

Entlang dem Umfang der Mesodermspalte finden sich die spindeligen Elemente mehrschichtig in Parallelzügen. Zwischen diesen ist hier der Mesoblast jedenfalls leicht spaltbar, während die Züge in ihrer Längsaxe fester zusammenhalten. Ihrem Aussehen nach bilden sie die hervorstehendsten Elemente des Mesoblasts des jungen menschlichen Eies; sie sind es offenbar auch, dem das Chorion die relativ erhebliche Festigkeit verdankt, die es der Zerreissung entgegensetzt. Ob dieselben contractile Elemente sind, oder mit der Ausbildung von Gefässbahnen im Zusammenhang stehen, ist zu erwägen und noch zu erforschen. Ihr Ende schien mir in pinselähnlich ausstrahlende feine Fasern überzugehen.

Der Umstand, dass die spindeligen Elemente und die Gewebsspalten der Mesodermspalte concentrisch laufen, erklärt die Thatsache, dass wenn man das Chorion junger menschlicher Eier zwischen zwei Pincetten unter Flüssigkeit oberflächlich zerreisst (oder Zotten abreisst) z. B. um das Ei zu öffnen, und die Choriontheile auseinanderzieht, man meistens nicht bis in die Mesodermspalte hinein durchreisst, sondern findet, dass noch eine spinnegewebeartig dünne Membran, die jede Wellenbewegung der Untersuchungsflüssigkeit mitmacht, das Ausfliessen der Flüssigkeit aus der Mesodermspalte des Eies hindert. Es hat sich also offenbar dann zunächst so zu sagen bloss eine äussere Schaale des Choriongewebes abgelöst, wahrscheinlich entlang den genannten, der Mesodermspalte concentrischen Gewebspalten des Chorion.

2. Der Chorionektoblast (Langhans'sche Zellschicht) bildet einen unmittelbaren dem Mesoblastkörper des Chorions anliegenden aber durch eine scharfe Grenze gegen letzteren abgesetzten ununterbrochenen Ueberzug

des Eies. Wo immer er sich vom Mesoblastkörper abgehoben hatte, erschien der letztere von einem continuirlichen Contour für sich abgeschlossen. Einem solchen liegt die Ektoblastschicht des Chorion an intakten Chorion-theilen auf und bildete beim Embryo *v. H.* eine dünne Haut aus einer einzigen Lage sehr platter in der Gegend des Kerns einseitig und nur mesoblastwärts bauchig aufgetriebener, unscheinbarer Zellen, die unter sich ziemlich fest zusammenzuhalten scheinen, da sie sich öfters in zusammenhängender Reihe von ihrer Unterlage abgehoben finden. An den Zotten erscheinen ihre Zellen eher höher, wie Uebergangsstufen zu der später (schon beim Embryo *Gle*) mehr verbreiteten cubischen Form, die nachdem Langhans[1] diese Zellschicht zuerst genau untersucht hat, von anderen Autoren jetzt mehrfach beschrieben worden ist.

Diese Zellschicht ist beim Embryo *v. H* durchweg ununterbrochen an sämmtlichen der Untersuchung zugänglich gewordenen Theilen an der äussern Seite des Chorionmesoblasts vorhanden.

Die dem Mesoblast abgekehrte Seite des Chorionektoblasts verläuft glatt, ohne Unebenheiten und ist von einem äusserst scharf gezeichneten hier und da doppelt contourirten continuirlichen Saum, wie von einer besonderen nicht zelligen, stark lichtbrechenden anscheinend structurlosen Haut, die meinen Praeparaten stark gefärbt erscheint, überzogen. Hierdurch scheint mir der ganze eigentliche Eikörper in sich gegen die mütterliche Umgebung scharf abgegrenzt. Mit dem Chorionektoblasten ist dieser Saum fest verbunden und lässt sich nicht von demselben trennen. Da man sich kaum denken darf, dass hier noch Reste einer Zona pellucida vorliegen, könnte man denselben in Ermangelung besserer Kenntniss vorläufig für eine Cuticula-Ausscheidung an der Aussenseite des Chorionektoblasts ansehen. Wenn die accessorische Hüllschicht sich abgehoben hat erscheint die dadurch freigelegte Oberfläche dieser Cuticula mit unregelmässigen kleinen Anhängen besetzt, welche vielleicht sitzengebliebene Reste der Hüllschicht sind. Die Zellen des Chorionektoblasts vermehren sich durch mitotische Theilung — die Thatsache, dass nicht selten Theilungsfiguren darin gefunden werden, beweist dies — und besorgen da die Theilungsebenen senkrecht zur Chorionoberfläche stehen, nur die Oberflächenvergrösserung des Chorionektoblasts.

3. Die accessorische (uterine) Hüllschichte des Chorion. (Adventitia des Eies.) Hierunter verstehe ich die an der Aussenseite des Chorionektoblasts gelegenen zelligen Ueberzüge des menschlichen Eies (Syncytium der Autoren). Diese Schicht war schon am Chorion des Embryo *v. H.* vorhanden, nur er-

---

[1] Langhans, Ueber die Zellschicht des menschlichen Chorions. *Festschrift* für Henle. Bonn 1882.

schien sie noch nicht in so durchweg gleichmässiger Ausbildung und wohl auch noch nicht in fester Beziehung zum Chorionektoblast wie es für spätere Stadien normal gelten muss und z. B. schon beim Embryo *Gle* gefunden wird. Dies schliesse ich daraus, dass die Schicht nicht selten in meinen Praeparaten vom Chorionektoblast abgehoben erschien, stellenweise ungemein dünn und auf längere Strecken kernlos war, letzteres auch an Zotten, die in starren Blutmassen eingebettet liegen, bei denen an eine künstliche Entfernung von Theilen derselben nicht zu denken ist. Der Bau dieser Schicht ist schon beim Embryo *v. H* ähnlich wie an älteren Eiern. Zellcontouren die ich früher hin und wieder in dieser Schicht glaube gesehen zu haben, finden sich im Embryo *v. H.* nicht und schliesst sich dieser Befund dem anderer Autoren an, die fast übereinstimmend angeben, dass keine Zellcontouren hier zu sehen sind. Auf Schnitten erschien die Schicht wie ein continuirlicher schmaler Protoplasmastrich mit mehr oder weniger dicht stehenden zu einer einfachen Reihe geordneten Kernen. Hin und wieder finden sich an ihr klumpig verdickte Stellen mit im Innern angehäuften Kernen oder durch einen dünnen Stiel mit ihr verbundene kolbige Anhänge. Das Protoplasma dieser Schicht enhält eine Menge verschieden feiner Vakuolen, die ihm ein körniges oft schaumiges Ansehen geben, wie es neuerdings von Kossmann[1] und Marchand[2] früher schon von Kastschenko[3] beschrieben ist. Die Vacuolen sind höchst wahrscheinlich durch Auflösung feiner Fetttröpfchen (vielleicht auch Glycogen) bei der Behandlung der Praeparate erzeugt. Ich habe dies für die frühesten Stadien nicht direct untersucht, schliesse es aber aus dem Umstande, dass die vacuoläre Beschaffenheit, besonders in der Nähe der Kerne sehr gleichmässig und beständig auch in meinen Praeparaten aus späteren Entwickelungsstadien soweit ich solche untersuchen konnte, (bis zum vierten Schwangerschaftsmonate) vorhanden ist, ausgenommen an Chorionzotten (eines dreimonatlichen Eies), die einer Osmiumsäurewirkung ausgesetzt waren, wo ich anstatt der Vacuolen stark geschwärzte Kügelchen antraf, die nicht wohl etwas anderes als Fetttröpfchen sein können. Ihre Menge ist wohl reichlich genug, dass alle Vacuolenbildung daraus sich erklären könnte. Die Anwesenheit solcher in

---

[1] Robby Kossmann, Zur Histologie der Chorionzotten. *Festschrift* für Leukart. 1892. S. 236—249.

[2] F. Marchand, *Monatsschrift für Geburtshülfe und Gynäkologie*. Bd. I. H. 5. — Derselbe, Ueber den Bau der Blasenmole. *Zeitschrift für Geburtshülfe und Gynäkologie*. Bd. XXXII. H. 3.

[3] Kastschenko, Chorionepithel und Histogenese des Placenta. *Dies Archiv*. Anat. Abthlg. 1885.

dem äusserten Ueberzug der Chorionzotten erwähnt schon Kossmann.[1] In dem bürstenförmig zerfaserten Oberflächensaum des Protoplasmas traf ich solche nie. Ebensowenig in dem wirklichen Chorionektoblast.

Auch der bürstenförmig zerfaserte Besatz der äusseren Oberfläche der Hüllschicht und der zarte Saum unter ihm zeigte sich am Embryo *v. H.* stellenweise, aber eher seltener als an dem früher (1889) beschriebenen Ei *Gle.* Ueberhaupt erscheint dasselbe an Eiern aus dem Ende der zweiten oder am Anfang der dritten Woche, wovon ich noch vier weitere zu untersuchen Gelegenheit hatte, zarter als an Eiern aus dem Anfange der vierten Woche. In wie weit aber hierfür Zufälligkeiten eine Rolle mitspielen, kann ich nicht beurtheilen. In den der Fruchthöhle nächst gelegenen Schichten der Serotinawand der Fruchtkapsel trifft man Zellen, die durch diffuse Färbung ihres Kernes und die vakuoläre Beschaffenheit des Protoplasmas den zelligen Elementen der Hüllschichte ganz ungemein ähnlich sind. Im Raume der Fruchthöhle selbst findet man sie stellenweise dicht beisammenliegend und oft nicht mehr deutlich von einander getrennt, so dass hier anscheinend Vorstufen der mehrkernigen, daneben vorhandenen Protoplasmaklumpe vorliegen, die nicht mehr durch sichtbare Grenzen in einzelne Zellterritorien getheilt erscheinen. Eben solche trifft man mit der Hüllschicht des Eies wie verschmolzen. In der Fruchthöhle trifft man auch an solchen hin und wieder bürstenförmigen Besatz. Sie sind daher wohl sicher Elemente gleicher Art wie die der Hüllschicht. Diese Elemente finden sich auch in sehr viel älteren Stadien der Gravidität und sind ja schon lange durch die Beschreibungen anderer Autoren bekannt; auch darüber, dass sie den Elementen der Hüllschicht nahe verwandte Bildungen seien, dürfte Uebereinstimmung herrschen. Ueber ihre Herkunft, gleichwie über die Herkunft der Hüllschichte gehen die Meinungen auseinander. Ich verweise in Bezug hierauf auf die ausführliche Abhandlung von Merttens,[2] sowie die neueste Abhandlung von Marchand.[3] Es finden sich sowohl Vertreter der Ansicht, dass Epithelzellen des Uterus als auch, dass Zellen des Bindegewebes oder des Chorionektoblast die Zellschicht aus sich erzeugen.

Woher die accessorische Hülle des Chorions (Syncytialmassen der Autoren) stammt kann auf Grund der bisher bekannten Entwickelungsstadien des menschlichen Eies überhaupt direct nicht entschieden werden,

---

[1] Robby Kossmann, Zur Histologie der Chorionzotten des Menschen. *Festschrift* für Leukart. 1892. S. 236—249 (S. 244).

[2] J. Merttens, Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie der menschlichen Placenta. *Zeitschrift für Geburtshülfe und Gynäkologie.* Bd. XXX. Heft 1.

[3] F. Marchand, Ueber den Bau der Blasenmole. *Ebenda.* 1895. Bd. XXXII. H. 3. (S. 33 des Aufsatzes.)

sondern wird nur durch das Studium viel jüngerer Eier möglich sein. Vorläufig führen meine eigenen Erfahrungen zu dem Resultat, dass sie aus Bindegewebselementen zusammengesetzt sein dürfte.

Eine Mitose habe ich an den Kernen der accessorischen Eihülle des Menschen nie gefunden, obwohl ich eine grosse Menge Chorionpraeparate, darunter ein lebensfrisch in Conservirungsflüssigkeit (Sublimatlösung) gebrachtes, aus den drei ersten Schwangerschaftsmonaten untersucht habe, deren Chorionektoblast Mitosen zeigt. Eine mitotische Vermehrung der Kerne in den Syncytialmassen scheint demnach gar nicht in nennenswerthem Grade vorzukommen, daher wäre daran zu denken, dass sie sich vielleicht amitotisch vermehren.

Ich kann aber nicht behaupten, in der Syncytiumschicht oder an den innerhalb der Fruchtkapsel gelegenen sog. Syncytialmassen eingeschnürte Kerne, die auf eine amitotische Kernvermehrung hinweisen, jemals gesehen zu haben. Demnach musste ich schliessen, dass, vorausgesetzt meine Befunde seien ausreichend gewesen, was ich nicht wissen kann, eine amitotische Kernvermehrung bezw. Zellvermehrung hier auch nicht vorkomme. Der Gedanke, dass der Chorionektoblast diese Massen liefere, erscheint hinfällig wegen der beim Embryo *v. H.* so scharfen Trennung beider Schichten durch die Zwischenschicht (Cutikula) zwischen Chorionektoblast und accessorischer Eihülle. Diese Befunde weisen mich darauf hin, dass die sog. Syncytiumgebilde nicht in loco, d. h. nicht im Innenraum der Fruchtkapsel sich durch Kern oder Zelltheilung vermehren. Da trotzdem eine Vermehrung der Gesammtmasse der syncytialen Massen innerhalb der Fruchtkapsel bei der Grössenzunahme des Eies eintritt, kann dieselbe nur durch ein Zuwandern bereits fertiger Syncytialmassen aus der bindegewebigen Wand der mütterlichen Fruchthöhle in letztere hinein erklärt werden. Die Bildungsstätte der Syncytialmassen ist demnach, so weit ich bis jetzt urtheilen kann, ausserhalb der Fruchtkapsel zu suchen vielleicht im Uterusbindegewebe, vielleicht an noch entlegeneren Stellen (Knochenmark?). Epithelzellen können für die fortdauernde Production der Syncytialmassen nicht in Betracht kommen, da die mütterliche Fruchthöhle des Menschen selbst schon in den frühesten Stadien, die mir vorliegen ganz bestimmt keine Epithelauskleidung besitzt, und auch keine Mündungen von Uterindrüsen in sich aufnimmt, während rings um die Fruchtkapsel sogar viel älterer Stadien herum eine Menge dicht zusammengedrängter Drüsengänge mit durchweg erhaltener Epithelauskleidung zunächst dem Winkel, in dem die Decidua reflexa und Decidua vera zusammenstossen, in das Uteruslumen münden, dessen Epithelauskleidung ebenfalls und mindestens bis zum Ende des ersten Schwangerschaftsmonats continuirlich und mit einer jegliche Täuschung ausschliessenden Prägnanz erhalten bleibt. Nur sind

u. A. von **Hensen**,[1] **Selenka**[2] beim Meerschweinchen gefunden, über dessen Verhalten auch ich selbst zahlreiche Erfahrungen gesammelt habe. In einer modificirten Form wird ein ähnlicher Vorgang von **Selenka**[3] für das Ei des fliegenden Hundes (Pteropus edulis) beschrieben. Die Amnionhöhle tritt in den beiden angeführten Fällen im Innern der soliden, schon abgeschnürten Ektodermkugel auf und ist beim ersten Erscheinen von minimalem Umfang. Später fehlt das Stadium des Proamnion am Kopfende wie auch beim Menschen.

Während die Invagination der Keimhöhle beim Meerschweinchen persistirt und das Ei dann einen ganz besonderen Entwickelungsgang innehält, der für die Weiterentwickelung des menschlichen Eies nicht in Betracht kommen kann, gleicht sich dieselbe bei Pteropus edulis wieder aus, wenn das Ei grösser wird. Vordem dies aber geschieht, liegt in letzterem eine Disposition der Epithelhöhlen vor, die ohne Weiteres als Vorstufe des menschlichen Embryo *v. H.* imponirt, nämlich: eine allseitig geschlossene, sehr kleine Amnionhöhle versenkt in eine Einstülpung des auch geschlossenen relativ grossen Dottersackes, das Ganze umschlossen von einer einschichtigen Ektoblastblase, dem späteren Chorionektoblast.

Ein solches Stadium scheint mir thatsächlich die unumgängliche Vorstufe für die Verhältnisse zu sein, die im Embryo *v. H.* vorliegen. In derselben würden zunächst noch die einander zugekehrten Flächen der Grenzblätter (Ekto- und Entoderm) dicht an einander liegen. Dann beginnt — so denke ich mir den Gang der Entwickelung weiter — zugleich mit dem Auftreten der Amnionhöhle und der Differenzirung des Keimscheibenektoblastes die Mesodermentwickelung am caudalen Ende desselben, dicht an der Innenfläche des Chorionektoblasts und bildet hier einmal dünnere Mesodermlagen die sich überall zwischen Chorionektoderm und die von ihm eingeschlossenen Blasen der Grenzblätter einschieben und zugleich die dickere Mesodermmasse des Schwanzknotens des Primitivstreifens um die caudale Seite des Amnion zum Chorion hin. Durch Auftreten der Mesodermspalte wird dann das ganze Embryonalgebilde (Amnion, Dottersack und Keimscheibe) bis auf die Implantationsstelle des Haftstranges (Bauchstiels, Schwanzknoten des Primitivstreifens) von Chorion getrennt. Damit ist das Entwickelungsstadium des Eies mit dem Embryo *v. H.* erreicht.

Dieser Rückschluss scheint mir so ungezwungen und naheliegend, dass ich die grösste Zuversicht habe, er werde sich in allen wesentlichen Punkten

---

[1] V. **Hensen**, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Meerschweinchens und Kaninchens. *Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte.* 1876. Bd. I.

[2] E. **Selenka**, *Studien zur Entwickelungsgeschichte der Thiere.* 1884. Heft III.

[3] **Derselbe**, *Ebenda.* 1892. Heft V. Nr. 5. Taf. XLI.

als richtig erweisen. Der Umstand, dass schon anderweitig eine specielle Aehnlichkeit des menschlichen und des Fledermauseies sich ergiebt,[1] wie auch Duval[2] betont, kann meiner hier dargelegten Ansicht nur noch grössere Wahrscheinlichkeit sichern. Zunächst dürften die gemachten Erwägungen für die Praeparation jüngerer Eier des Menschen der Berücksichtigung werth sein.

Bemerkungen in Bezug auf einige von anderen Autoren gemachte Beschreibungen junger menschlicher Embryonalanlagen.

Zusammenstellungen der Literatur über die jüngsten bekannt gewordenen Embryonalanlagen des Menschen sind früher von His,[3] neuerdings von Keibel[4] und theilweise von Mall[5] im Anschluss an je ein von den beiden zuletzt genannten Autoren beschriebenes neues menschliches Ei gegeben worden. Ich wiederhole diese Literaturaufzählung daher nicht sondern citire nur die Beschreibung derjenigen Embryonen, welche als jünger erscheinen könnten als mein Embryo *v. H.* Streng genommen kommt hier wohl bloss das von Reichert[6] beschriebene Ei in Betracht. Die von Warthon-Jones,[7] Breus,[8] Mall beschriebenen Eier sind annähernd gleichaltrig, oder vielleicht wenig älter als mein Embryo *v. H.*

Ueber den Blätterverlauf in diesen Eiern erfahren wir mit Ausnahme des Eies von Mall die spärlichsten Angaben. Die Autoren finden an der der Serotina anliegenden Seite ein kugeliges oder knötchenförmiges Gebilde, das als Embryonalanlage aufgefasst wird. In allen Fällen ist das Mesoderm und die Mesodermspalte schon offenbar vorhanden. Also kann das im Innern des Eies von den Autoren gesehene kugelige Gebilde (Embryonalanlage) nach jetzigem Standpunkte unserer Kenntnisse nichts anderes als der Dottersack sein, der frei in die Eihöhle vorragt und die anderen Theile der Embryonalanlage verdeckt. Irgendwelche Aufklärung über frühere Enwickelungsverhältnisse, die nicht aus dem Embryo *v. H.* zu entnehmen sind, gewinnen wir aus den Beschreibungen dieser Eier nicht, selbst nicht aus der

[1] Vergleiche meinen Embryo *Gle* und die Befunde van Beneden's betreffs der Fledermäuse im *Anatomischen Anzeiger*. 1888. S. 707—714.

[2] M. Duval, *Archives de l'anatomie de la physiologie*. 1895.

[3] W. His, *Anatomie menschlicher Embryonen*. Heft I. S. 147 ff.

[4] F. Keibel, Ein sehr junges menschliches Ei. *Dies Archiv*. 1890.

[5] F. Mall, Early human embryos u. s. f. *The John Hopkins Hospital Bulletin*. 1893. Nr. 36.

[6] Reichert, Beschreibung einer sehr frühzeitigen menschlichen Frucht u. s. w. *Abhandlungen der kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin*. 1873. S. 20 ff.

[7] Warthon Jones, On the first changes in the ova etc. *Philosophical Transactions of the r. s. of London*. 1837. II. S. 341.

[8] R. Breus, Ein Ei aus der zweiten Woche der Gravidität. *Wiener medicin. Wochenschrift*. 1877. S. 502—505.

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. I.)

Durchweg angewandte Bezeichnungen.

am	= Amnion.	*f*	= Furchen des Dottersacks.
am'	= Amnionhöhle.	*G*	= Blutinseln.
al	= Allantoisgang.	*h*	= Herzwulst.
b	= Bauchstiel (-Haftstrang).	*km*	= Medullartheil der Keimscheibe.
c	= Chorda dorsalis.	*kp*	= Primitivstreifenregion der Keimscheibe.
ch	= Chorion.	*M*	= Medullarplatte.
cn	= Canalis neurentericus.	*mes*	= Mesoblast.
d	= Dottersack.	*Z*	= Chorionzotten.
ek	= Ektoblast.		
ent	= Entoblast.		

Die Contouren der Figuren sind ausgenommen von Figg. I, 2 und 8, sämmtlich mit der Camera lucida nach den Praeparaten entworfen.

Fig. I. Medianschnitt des Embryo *Gle*, nach dem Modell entworfen. Der Verlauf des Mesoblasts ist roth, der des Entoblasts blau, der des Ektoblasts schwarz bezeichnet. Medullarplatte und Chorda sind durch Schraffirung besonders kenntlich gemacht. In der Primitivstreifenregion (*kp*) ist der Zusammenhang von Ekto- und Mesoblast durch schwarze Schraffirung im Mesoblast angedeutet.

Figg. II und III. Beide etwa zehnmal vergrösserte halbschematische Profilansichten des Embryo *Gle* (Fig. II) und *v. H.* (Fig. III). Der Ektoblastverlauf ist durch einen dicken schwarzen Strich angegeben, die Keimscheibe besonders dick schwarz gezeichnet. Mesoblastverlauf roth; Entodermhöhle blau; der Entodermverlauf darum ein blauer Contour.

In Fig. II Embryo *Gle* ist bei *f* die Lage der oberflächlichen Furchen der Dottersackwand angedeutet.

Fig. 1. Ansicht der Embryonalanlage des Eies *v. H.* von der linken Seite her in Verbindung und natürlicher Lage zum Chorion. *Z* = Aussenfläche des Eies mit anhaftenden Blutmassen. *ch* = Chorionhaut im Durchschnitt. Der Embryonalzapfen

besteht aus dem Dottersack *d*, welcher durch die Einschnürung bei *e* gegen den Haftstrang *b* und die cranial davor gelegene Amnionblase *a* mit der Keimscheibenanlage *k* abgegrenzt ist. Die warzenförmigen Vorragungen auf dem Dottersack sind durch Blutinseln bedingt. Vergrösserung etwa zehnfach.

Fig. 2. Dorsalansicht des vom Embryo *v. H.* hergestellten Modells. *k* = Keimscheibenregion, *p* = Primitivrinne. Der Haftstrang *b* mit dem darin liegenden Entodermdivertikel sind ebenso wie die beiden Schichten der Amnionhaut im Durchschnitt dargestellt. Der der Figur beigegebene Pfeil zeigt die Richtung der Schnittführung beim Mikrotomiren an. Die an der linken Seite der Figur mit Zahlen 6—9 bezeichneten Striche geben die Lage der in Fig. 6—9 dargestellten Schnitte der Serie an.

Fig. 3. Verlauf des Entodermdivertikels im Haftstrang. Nach der Schnittserie reconstruirtes Profilbild.

Figg. 4 und 5. Querschnitte des Embryo *v. H.*, der letzte caudal vom ersteren. Der Keimscheibenektoblast stellt eine sehr dicke Platte dar, an deren dorsaler der Amnionhöhle zugewandter Fläche einzelne Mitosen gelegen sind. Sie geht lateralwärts in das sehr dünne Ektoderm (*ek*) der Amnionhaut über. Bei *p* ist die dorsale Längsfurche der Keimscheibe im Durchschnitt (Primitivrinne). *mp* = Membrana prima zwischen den seitlichen Theilen des Keimscheibenektoblasts und Mesoblast; *dh* = Dottersackhöhle; *ent* = Entoblast; der zwischen Ekto- und Entoblast eingeschobene Theil des Mesoblasts ist zunächst der Medianlinie mit dem Entoblast in engem Contact, wahrscheinlich in Folge einer künstlichen Verlagerung.

Figg. 6—9 sind Durchschnitte der ganzen Embryonalanlage mit anhaftendem Chorion. Der caudalste Schnitt ist Fig. 6, in cranialer Richtung folgen die Schnitte 7 bis 9. In diesen Fig. ist die Epithelauskleidung der Amnionhöhle *am'*, und der Dottersackhöhle *dh*, durch dicken, schwarzen Contour angegeben. Der Bereich des Keimscheibenektoblastes ist zwischen doppelten Contouren schraffirt. Die Lage der Schnitte in der Serie ist an der linken Seite der Fig. 2, durch Striche, welche gleiche Nummern wie die Figg. 6 bis 9 tragen, angedeutet.

Fig. 6. Schnitt hinter der Einschnürung *e* der Fig. 1 gelegen, in dessen Ebene der Zusammenhang des Dottersacks mit dem Bauchstiel nicht mehr reicht. Der Allantoisgang im Schrägschnitt innerhalb des Haftstiels *b*. Im Mesoderm des Letzteren sind einzelne dickere Stränge concentrisch um den Allantoisgang gebogen. Aufwärts geht das Haftstielgewebe in das Chorionmesoderm über.

Fig. 7. Der Schnitt schält das assymetrisch nach rechts ausgedehnte Hinterende der Amnionhöhle *am'* und den aufsteigenden Theil des Allantoisganges *al*, fast der Länge nach; zu unterst seine Uebergangsstelle in die Dottersackhöhle (oberhalb der Pfeilspitze in Letzterer).

Fig. 8. Schnitt durch Bauchstiel mit Chorion, Amnionhöhle, Keimscheibe und Dottersack.

Fig. 9. Schnitt durch den vom Haftstielgewebe nicht mehr umfassten Theil des Amnion, die Amnionhöhle mit dem vorderen, flacheren Theil der Keimscheibe und dem Dottersack. Das Chorion zeigt in der Ebene dieses Schnittes keine Verbindung mehr mit der Embryonalanlage.

In den Figg. 7 bis 9 sind die Blutinseln der Dottersackwand durch längliche Kreise markirt.

Fig. 10. Ein Stück der Chorionwand des Embryo *v. H.* Mesoblast und Ektoblast von einander getrennt, *mes* = Chorionmesoblast. *ek* = Ektoblast des Chorions aus niedrigen Zellen die an der Stelle wo der Kern liegt sich gegen den Mesoblast verwölben. *Gs* = Grenzsaum glatt verlaufend zwischen Chorionektoblast und äusserer accessorischer Hüllschicht *h*. Letztere zeigt eine einfache Reihe von Kernen, keine Zellcontouren dazwischen, vacuoläre Beschaffenheit des Protoplasmas, fein zersplitterte freie Oberfläche.

Fig. 11. Ein Durchschnitt durch Fruchtkapsel und Chorion des Embryo *v. H.* in natürlicher Lagerung. Das Chorion und die Zottendurchschnitte sind in dunkelgrauem Farbenton gehalten. Zwischen ihnen und der Decidua lagen wohl abnormer Weise starre Blutmassen, in deren Bereich die Zeichnung ein punktirtes Feld besitzt. Die Decidua ist in hellgrauem Tone gehalten, blutgefüllte Durchschnitte von Gefässen in ihr durch punktirte Felder dargestellt. Rechts von der Decidua reflexa *df* münden Uterindrüsen *dr* mit gut erhaltenem Epithel in's Uteruslumen. Das Epithel des letzteren war nicht mehr continuirlich erhalten.

Beitrag zur Histologie der Pulpa und des Dentins.

Von

Erwin Hoehl.

(Hierzu Taf. II.)

(Aus der anatomischen Anstalt zu Leipzig.)

Bei der grossen Zahl morphologischer Untersuchungen der Zähne, die in den letzten Jahren veröffentlicht worden sind, ist es fast auffallend, dass in derselben Zeit, abgesehen von einer Studie W. Lepkowski's (1), rein histologische oder histogenetische Untersuchungen desselben Objectes nicht publicirt wurden, wenigstens nicht, so weit in der zugänglichen anatomischen Litteratur zu verfolgen war. Der Grund dafür ist wohl einfach in dem Umstande zu suchen, dass die in J. Scheff's „Handbuch der Zahnheilkunde“ (2) enthaltenen ausführlichen Arbeiten V. v. Ebner's und M. Morgenstern's einen befriedigenden Einblick in die anatomisch so interessanten Entwickelungs- und Structurverhältnisse der Zähne geben. Und in der That bedürfen diese Untersuchungen nur in wenigen Punkten einer weiteren Bestätigung oder Ergänzung.

Da es vor allem, trotz vielfacher Bemühungen, noch nicht gelungen war, unsere mangelhaften Kenntnisse von der Verlaufs- und Endigungsweise der Pulpanerven zu erweitern, und weil von der Anwendung neuer Methoden auch sonst neue Resultate zu erhoffen standen, so begann ich im Sommer 1894, auf Anregung meines verehrten Lehrers W. Spalteholz, im anatomischen Institut Pulpa und Dentin auf's Neue histologisch zu untersuchen.

Ist das gesteckte Ziel in seinem ersten Theile auch leider nicht erreicht worden, so wurden doch eine Reihe von Beobachtungen gemacht, die manches Interessante bieten.

Als Untersuchungsmaterial dienten die Kiefer von Kaninchen, Schweinen, Kälbern, Katzen und Hunden, und zwar in verschiedenen Perioden des intra-, wie des extrauterinen Lebens, ferner die Zähne menschlicher Föten und Neugeborener, und endlich völlig entwickelte menschliche Zähne.

Unter den zahlreichen Fixationsmethoden wurden nach vielfachen Versuchen die Folgenden als besonders geeignet befunden und mit Vorzug angewandt:

1. 96 procent. Alkohol, mit oder ohne Zusatz von 0·2 bis 0·5 ^{grm} Acid. picronitric., oder $^1/_2$ bis 1 ^{ccm} Acid. acet. glaciale auf 100 ^{ccm} Flüssigkeit.

Kleine Gewebsstücke werden 48 Stunden in einer nicht zu geringen Menge des Gemisches belassen, darnach entweder so lange in 96 procent. Alkohol ausgewaschen, bis sich dieser nicht mehr gelb färbt oder in 96 procentigen für 24 Stunden eingelegt. Paraffineinbettung. Dünne Schnitte (nicht über 5 μ) geben gute Kernstructurbilder, wenn man sie nach M. Ogata (3) färbt.

2. Physiologische Kochsalzlösung (0·7 procent. NaCl) kalt gesättigt mit Sublimat. Kleine Gewebsstücke lässt man, unmittelbar nach Entnahme aus dem thierischen Körper, in die auf 37° C. erwärmte Flüssigkeit fallen und fixirt in der langsam erkaltenden Lösung 24 Stunden. Nach kurzem Abspülen mit Aqua dest. härtet man in Alkohol von steigender Concentration (von 40 procent. ab) 48 Stunden. Paraffin- oder Celloidineinbettung. Das Entfernen der Sublimatniederschläge erfolgt mit Tinct. Jodi im Schnitt. Man färbt entweder nach M. Ogata (3), oder nach M. Heidenhain's bekannter Haematoxylinmethode mit vorangehender Behandlung und nachfolgender Differenzirung in 0·5 procent. bis 1 procent. wässeriger Eisenammoniumalaunlösung, und lässt sehr zweckmässig die Gegenfärbung nach R. Krause (4) — in 90 procent. Alkohol, dem auf 100 ^{ccm} 15 Tropfen einer gesättigten alkoholischen Säurerubinlösung zugesetzt werden — folgen.

3. Chromosmiumessigsäuregemisch:

1	procent.	Ueberosmiumsäurelösung . . .	20 ^{ccm}
3	„	Kaliumbichromatlösung . . .	80 „
		Acid. acet. glaciale	2 „

Sehr kleine Organtheile werden, auf Fliesspapier liegend, in einer grösseren Quantität des Gemisches 48 Stunden im Dunklen fixirt, dann mehrere Stunden in fliessendem Wasser ausgewaschen und zur Reduction der Osmiumsäure für 24 Stunden in rohen Holzessig (Acet. pyrolign. crudum) oder besser in Kolossow's (5) Tannin-Pyrogallussäuregemisch eingebracht. Nach dem Auswaschen in fliessendem Wasser (1 bis 2 Stunden),

Härten in Alkohol von steigender Concentration. Paraffineinbettung. Färbung, der nicht über 5 μ dicken Schnitte, nach Heidenhain-Krause (s. o.).

4. Poljakoff's (6) Picrocarmin-Osmiumsäurelösung.

Man fixirt in dem Gemisch (zweckmässig nach vorangegangener intravasculärer Injection), je nach der Grösse der Objecte, 36 bis 100 Stunden im Dunklen. Abspülen in destillirtem Wasser bis kein Farbstoff mehr abgegeben wird. Reduction in Kolossow's Gemisch (s. o.) 24 bis 72 Stunden. Nach 1 bis 2stündigem Auswaschen in fliessendem Wasser, härtet man langsam und vorsichtig in Alkohol von steigender Concentration 2 bis 4 Tage. Um nachträgliche Schrumpfung zu vermeiden, müssen bei der Paraffineinbettung mehrere Alkohol- Xylol- und Xylol-Paraffingemische verwandt werden.

Das Gemisch fixirt und färbt zugleich und conservirt bei richtiger Behandlung die Gewebselemente ohne merkbare Schrumpfung.

5. Müller'sche Lösung.

Paraffineinbettung und Färbung mit Safranin- und Anilinblaulösung nach der Angabe von Ciągliński (7) oder Färbung mit denselben Farbstoffen nach Garbini (8).

Empfehlenswerthe Farblösungen sind die von S. Gage (9) angegebenen Haematoxylin- und Eosinlösungen. —

Brauchbare Praeparate und gute Bilder der zelligen Pulpaelemente erhält man mit folgendem Verfahren:

Frische oder schon fixirte Objecte, deren Grösse 2 ^{ccm} nicht übersteigen darf, werden in eine reichliche Menge gesättigter, wässriger Kaliumbichromatlösung gebracht und für 72 Stunden in den auf 37° C. temperirten Thermostaten gestellt (in gut verschlossenem Gefässe, um crystallische, in Folge von Verdunstung auftretende Niederschläge des Chromsalzes zu vermeiden). Nach kurzem Abspülen in destillirtem Wasser legt man die Stücke in eine grössere Menge 0·5 procent. wässriger Eisenammoniumalaunlösung für ebenfalls 72 Stunden. Wiederum kurzes Abspülen in destillirtem Wasser und nachfolgende Reduction des Eisensalzes in Kolossow's Gemisch (s. o.) bis zur Dauer von drei Tagen. Die nun intensiv blauschwarz gefärbten Stücke werden 1 bis 2 Stunden in fliessendem Wasser ausgewaschen und dann langsam in Alkohol von steigender Concentration zur Paraffineinbettung vorbereitet. Es ist nützlich die Objecte in allen Gemischen auf Fliesspapier oder über Glasstäbchen zu legen, damit die Flüssigkeit gleichmässig von allen Seiten eindringen kann.

Das Resultat dieses anscheinend so umständlichen Verfahrens ist eine deutliche Braunfärbung der Zellen mit ihren Ausläufern, die sich, abhängig von der Concentration oder der Einwirkungsdauer des Eisensalzes, bis zur

Schwärzung steigern lässt. Misslingt einmal die Behandlung, so ist, bei nicht zu starker Bräunung, das Färbvermögen des Gewebes erhalten. Modificationen zur Anwendung für bestimmte Organe (z. B. Centralnervensystem) sind leicht möglich. —

Von der Menge der Entkalkungsgemische haben sich mir zwei besonders bewährt:

Phloroglucinsalpetersäure nach J. Schaffer (10), und die von R. Haug (11) empfohlene Salpetersäuremischung, die in folgender Zusammensetzung verwandt wurde:

Acid. nitric. pur.	10 ccm
70 procent. Alkohol	90 ccm
Natr. chlorat.	1·5 grm

Die Dauer der Entkalkungszeit hängt ab von der Festigkeit des Gewebes, der Menge und der häufigen oder selteneren Erneuerung des Gemisches, und von der Absicht resistentere oder weniger widerstandsfähige Elemente der harten Zahnsubstanzen darzustellen.

Die Pulpa.

Die Nomenclatur der Zahnelemente lässt in ihren Einzelheiten noch Manches zu wünschen übrig; vor allem gilt das für den wachsenden Zahn, für dessen Theile wir oft Namen zu gebrauchen gezwungen sind, die ihnen in den jeweiligen Entwickelungsperioden vielleicht noch gar nicht zukommen; oder aber wir bedienen uns zur Orientirung der Bezeichnung eines Gebildes, das noch nicht existirt. Es wurde auch hier gelegentlich zur Kürzung des Ausdrucks nach dem einmal eingebürgerten Gebrauch verfahren.

Im Anfang des vierten Monat zeigt die Pulpa eines menschlichen Fötus eine ziemlich homogene Beschaffenheit. Zahlreiche Rundzellen mit relativ grossen, meist mehrere Nucleolen führenden Kernen und spärlichem, kaum nachweisbaren Protoplasma schwimmen sozusagen in einer sulzigen Grundsubstanz. Bald aber sehen wir charakteristische Veränderungen insofern, als der bisher mehr kugelige Pulpakeim eine immer deutlicher werdende zapfenförmige Gestalt anzunehmen bestrebt ist, so dass nun von einer Basis, die dem Knochen und von einer Spitze, die dem Epithel der Mundhöhle zugewandt ist, gesprochen werden kann. Um die in die Basis hereingewachsenen Gefässe findet eine rege Vermehrung der Zellen statt, und die sulzige Grundsubstanz scheint nach dem Spitzentheil verdrängt. Mit der weiterhin auftretenden reichlichen Gefässverzweigung geht eine rasche Zunahme und gleichzeitig eine Umbildung der zelligen Elemente einher. Da die Gefässe die Tendenz haben, nach der Peripherie zu wachsen,

so wird das, offenbar an die Gefässe gebundene, Wachsthumscentrum, welches bisher in der Basis seinen Sitz hatte, nunmehr auch nach der Peripherie ausgebreitet. Doch nicht nur die Form der Pulpa, auch die der Zellen ändert sich: die Rundzellen der Peripherie werden protoplasmareicher und beginnen nach allen Seiten hin Ausläufer zu schicken, sie werden zu verzweigten Zellen. Diese Umbildung schreitet centralwärts fort, und es sind dabei die Rundzellen und die Sulze noch eine Zeit lang im Centrum vorhanden. Während dieses fortschreitenden Umbildungsprocesses im Inneren, der keine Rundzelle verschont, entwickeln sich die peripheren verzweigten Zellen immer weiter; ihre Ausläufer werden zahlreicher, feiner und anastomosiren vielfach mit denen anderer Zellen. Späterhin nehmen die peripheren Pulpazellen mehr oder weniger deutlich polyedrische Gestalt an, namentlich an der Spitze. Die Ursache ist wohl eine mechanische, eine Zusammenpressung, und scheint einerseits davon herzurühren, dass nach Beendigung des Umbildungsprocesses die Sulze an Menge zunimmt und, da sie in ihrem Bestreben auszuweichen durch die sehr dicht liegenden, zahlreichen Zellen der Basis den grössten Widerstand findet, auf die Spitze des Zahnkeims drückt; anderes Theils übt vielleicht der an den Rändern rasch wachsende, die Pulpa helmartig überziehende Schmelzkeim auf die peripheren Pulpazellen einen Gegendruck aus.

M. Morgenstern (2) machte wohl zuerst darauf aufmerksam, dass die peripheren Zellen des Dentinkeimes sehr mannigfaltige Formen und ein verschiedenes Verhalten hinsichtlich ihrer Function zeigen. Er findet in den verschiedenen Altersstufen am Pulparande birnen-, rüben-, kegel-, cylinderförmige, runde und polygonale Formelemente, die er nicht alle als Zellen ansprechen zu dürfen meint. Zu den Zellen rechnet er nur die runden, birnen- und rübenförmigen Elemente, die übrigen sollen erst durch einen Conjugationsvorgang entstandene Organe sein. Die Ersteren nennt er daher Elementarzellen, die aus diesen hervorgegangenen Letzteren Odontoblasten.

An jungen Zähnen, die eben erst an der Spitze ein kleines Dentinscherbchen tragen und deren Peripherie nach der Basis hin die verschiedensten Stadien der Odontoblastenbildung zeigt, kann man die angeführten Beobachtungen leicht bestätigen, namentlich gut an Objecten, die im Chromosmiumessigsäuregemisch fixirt (vergl. ob. Meth. 3) oder auch an solchen, die nach Ciągliński (vergl. ob. Meth. 5) behandelt und nach Garbini gefärbt wurden. Die Elementarzellen zeichnen sich aus durch einen scharf begrenzten, aber membranlosen Zellleib, einen deutlichen, mit einem oder zwei Kernkörperchen versehenen Kern und einen durch Verlängerung des Zellleibes entstanden, stets nach dem Pulparand gerichteten,

an seiner Basis breiten, sich aber verjüngenden Hauptfortsatz, den Dentinfortsatz, und häufig, aber nicht immer, einen oder mehrere Nebenfortsätze, welche zum Theil centralwärts gegen den Zahnbeinkeim zurückgerichtet oder als seitliche Sprossen erscheinen. Die Fortsätze entspringen stets aus dem Zellleibe, sitzen aber niemals dem Zellrande auf. Diese Zellen liegen an den Stellen, wo das Zahnbein bereits gebildet worden ist, diesem selten unmittelbar an, sondern sind gewöhnlich durch eine Schicht von cylinder- oder kegelförmigen Gebilden von ihm getrennt, treten also stets centralwärts von diesen auf. Ausserdem trifft man sie stets kurz vor dem Auftreten von Zahnbein direct am Pulparande. Die von den Elementarzellen sehr differenten cylinder- oder kegelförmigen Gebilde, sagt Morgenstern weiter, könnten nur vorübergehend die Bedeutung von „multiplen Zellen“ im histologischen Sinne haben und zwar besonders während ihres Bildungsstadiums, in welchem sie einen oder mehrere Kerne und einen protoplasmatischen Zellkörper besitzen, sie verlören aber ihren Zellcharakter mit dem Beginne ihrer Function. Sie besässen dann entweder gar keinen, einen oder mehrere Kerne.

Vergleiche ich mit dieser Darstellung die Bilder meiner Praeparate, so finden sich einige Abweichungen. Zu einer Zeit, in der sich die Randgebilde der Pulpa von den centralen Rundzellen deutlich differenzirt haben, lässt sich eine Verschiedenheit der Zellindividuen nur der Form nach erkennen, Conjugationsvorgänge fehlen noch vollkommen. In etwas späterer Periode sehen wir ebenfalls noch die Peripherie der Pulpa gleichmässig durch unregelmässig gestaltete, vielfach verästelte Zellen gebildet, die sich von den unter ihnen liegenden höchstens durch den etwas grösseren Reichthum an Fortsätzen unterscheiden. Erst nachdem die Randzellen, wie man vielleicht annehmen darf, durch die beim Wachsthum sich entwickelnden Flüssigkeits- und Gewebsdrücke, zusammen gepresst werden, nehmen sie die oben erwähnte, schärfer charakterisirbare Gestalt an. Es ist wohl nicht unzweckmässig die Randzellen in diesem Zustand als Primärodontoblasten zu bezeichnen, wobei freilich daran zu denken ist, dass sie jetzt noch nicht ihrer Function obliegen. Ich fasse damit den Begriff Primärodontoblasten etwas anders als Morgenstern den seiner Elementarzellen, und sehe als Kriterium der Primärodontoblasten eher ihre Lage am äussersten Pulparande, als ihre wechselnde Form an. Ihrer Entstehung nach, müssen diesen gegenübergestellt werden die Secundärodontoblasten, die als Product der Primärodontoblasten und der centralwärts von ihnen gelegenen Conjugationszellen einer etwas späteren Periode angehören. Der Umstand, dass bei der Bildung der Secundärodontoblasten die Conjugationszellen betheiligt sind, kann mich aber noch nicht bestimmen, den Secundärodontoblasten ihren Zellcharakter abzusprechen. Ein bald

mehr, bald weniger enger Zusammenhang zwischen den Zellen kommt häufig genug vor und wenn auch im vorliegenden Falle die Zellsubstanz dem steten Wechsel unterworfen ist, so bleibt doch die Function erhalten, ebenso die zelligen Eigenschaften, und der definitive Zustand im ausgebildeten Zahne zeigt nichts mehr, was zu Zweifeln über den Charakter der Odontoblasten Veranlassung geben könnte.

Das weitere Wachsthum der Primärodontoblasten geht in folgender Weise vor sich. Wenn wir einmal von dem breiten, dem späteren Dentin zugewandten Ende absehen, so haben wir nur auf die Seitentheile und das dem Pulpacentrum zugekehrte Ende Rücksicht zu nehmen. Bei der Formung dieser Gebilde sind die seitlichen Ausläufer, die wie alle anderen directe Fortsätze des Zellleibes darstellen, ebenso zusammengepresst worden, wie der Zellleib und die centralen Fortsätze. Ob hier die Contractilität des membranlosen Protoplasma eine Rolle spielt oder nicht, kann nicht entschieden werden, soviel scheint aber sicher zu sein, dass diese Fortsätze, die von Anfang an in geringer Anzahl vorhanden waren, reducirt, also vielleicht eingezogen, oder verkürzt worden sind. An Isolationspraeparaten sind diese Gebilde sehr kurz und vereinzelt anzutreffen. Damit dürfen nicht verwechselt werden die Seitenzweige, die man zur Zeit der Conjugation am centralen Odontoblastenende sehen kann, denn sie gehören zweifellos den Conjugationszellen an (vergl. Waldeyer's Abbildung [13]).

Der Conjugationsvorgang stellt sich so dar, dass unter den primären Odontoblasten die Conjugationszellen der Peripherie allmählich näher rücken, dann ihre Ausläufer in die Zwischenräume der Odontoblasten hinein schicken und schliesslich langsam mit deren Plasma, unter Bildung von Sanduhr- und Biscuitformen (Morgenstern), zu einem Zellkörper verschmelzen, wobei der Kern der Conjugationszelle im centralen Theile des neuen Zellkörpers liegen bleibt, während der Kern oder, wenn die Conjugation sich schon wiederholt hat, die vorhandenen Kerne nach der Peripherie ausweichen. Dabei verlieren die Kerne, je näher sie der Peripherie kommen, desto mehr an Affinität zu den Tinctionsmitteln, desto undeutlicher lassen sie sich erkennen, desto rascher zerfallen sie, und schliesslich erinnern meist nur noch die Kernkörperchen, die am resistentesten erscheinen, eine Zeit lang an das ursprüngliche Gebilde, bis auch diese zu Grunde gehen. Dass auch das Plasma, wenigstens stellenweise im peripheren Ende, ähnlichen Veränderungen unterworfen scheint, erkennt man an Praeparaten, die nach Methode 5 (s. o.) behandelt wurden. Hier zeigt der centrale Theil der Odontoblasten ebenfalls eine intensivere Tinctionsfähigkeit, als der periphere, der sich ausserdem noch durch den Besitz einer Menge stark glänzender, unfärbbarer Kügelchen von wechselnder Grösse auszeichnet. An anders

fixirten Praeparaten waren diese Kügelchen freilich wenig deutlich nachweisbar, wiewohl sich auch hier eine stärkere Körnung des peripheren, als des centralen Plasmas fand auch die Intensität der Färbung war an der Peripherie geringer.

Bemerkenswerth ist es übrigens, dass, obwohl schon Kölliker (12) Odontoblasten im Conjugationsstadium der „Sanduhrform", und ebenso Waldeyer (13) die Conjugationszellenschicht und ebenfalls conjugirte Odontoblasten abbildet, doch erst Morgenstern die rechte Deutung dieser Verhältnisse gegeben hat.

Wenn wir nunmehr auf die Function der Odontoblasten eingehen, so müssen wir mit der Betrachtung in der Zeit einsetzen, zu der wir den primären Zustand dieser Elemente constatirt hatten, also ungefähr Ende des vierten Monats im menschlichen Fötalleben. Die primären Odontoblasten haben noch ihre reiche periphere Verästelung, und diese erstreckt sich in eine, vielleicht mit der Gewebssulze identische, helle, homogene Masse hinein, die von Anfang an membranartig die Peripherie der Pulpa überzieht, und verliert sich theilweise in ihr. Vielleicht durch die schon mehrfach erwähnten Druckwirkungen beeinflusst, nimmt diese Membran allmählich an Dicke ab; gleichzeitig dürften aber auch chemische und physikalische Veränderungen eintreten, welche die Tinctionsverhältnisse derart ändern, dass das bisher nicht färbbare Häutchen nunmehr Farbe annimmt. Dieses Gebilde scheint nun in bestimmter Weise mit einer Art Zwischensubstanz in Verbindung zu stehen oder zu treten, über deren Herkunft nichts Sicheres zu eruiren war, wie wohl sie schon sehr früh in Gestalt feiner Linien die Zelllagen der Pulpabasis durchzieht und in derselben Form auch in der Umgebung des Zahnkeimes sich findet.

Man sieht nämlich in Praeparaten, die nach Ciągliński's Angaben hergestellt sind, die zelligen Elemente der Pulpa gleichsam in einem feinen blauen Netze schweben, dessen Maschen sich den Zellformen ungefähr anpassen. Und zwar steht dieses Netz mit der peripheren Membran so in Verbindung, dass die Fäden zwischen dem peripheren Ende der Odontoblasten konisch auszulaufen scheinen, unter Auflösung in feinste, sich durchkreuzende Fäserchen (Fig. 1). Dass zur Vergrösserung dieser Membran, die man membrana praeformativa genannt hat, die peripheren Enden der Odontoblasten und deren einander zugewandte Flächen beitragen, ist zu vermuthen. In welcher Weise sie es thun und ferner, welche Beziehungen sie zu den zwischen ihren Enden sich durchkreuzenden Fäserchen haben und ob diese mit den später im noch unverkalkten Dentin auftretenden, leimgebenden Fibrillen (v. Ebner) identisch sind, war nicht zu erweisen. Leider konnten auch an diesen Praeparaten Versuche mit der erst jüngst von Unna (14)

angegebenen Methode, Collagen tinctorisch nachzuweisen, nicht gemacht werden.

Mach Morgenstern's Angaben, der die Bildung dieser Membran „dentinogener Substanz“ ebenfalls beschrieben hat und sie von den Odontoblasten unter Substanzverlusten produciren lässt, kann man diese „dentinogene Substanz“ kein eigentliches Ausscheidungsproduct der Odontoblasten nennen. „Das Uebertreten über die Grenzen oder den peripheren Umfang der Odontoblasten beruht nur auf dem grösseren Volumen, welches der neu gebildete Stoff dem gegenüber einnimmt, aus welchem der Odontoblastenkörper bestand. Die dentinogene Substanz erscheint aber auch innerhalb der Odontoblasten in Gestalt schmaler Querleisten; zwischen diesen befinden sich Felder, die noch unverändert geblieben sind. Hierdurch wird häufig der Eindruck hervorgerufen, als habe eine Segmentirung des Odontoblasten stattgefunden, in analoger Weise wie die Schmelzstäbchen in Segmente zerfallen.“ Morgenstern konnte in diesen Segmenten nur noch Reste von Protoplasma nachweisen. Warum die dentinogene Substanz ein grösseres Volumen einnimmt, als die, aus dem der Odontoblastenkörper bestand, lässt der genannte Autor füglich unerörtert, es lassen sich darüber eben nur Vermuthungen aufstellen. Diese Querleisten dentinogener Substanz gehören ebenso zu den räthselhaften Gebilden, wie die periphere Membran. Auffällig erscheint es aber doch, dass die membrana praeformativa sich bei Ciągliński's Tinction intensiv blau färbt, während die Querleisten entweder nur in der Weise hervortreten, dass der Odontoblast durch helle Querlinien segmentirt oder in seiner Continuität völlig unterbrochen zu sein scheint, oder dass sie überhaupt fehlen, selbst in einer Zeit, wo die Dentinbildung in vollem Gange ist. Möglich wäre es, dass an die Stelle der Leisten, vielleicht als eine Vorstufe, die oben erwähnten stark glänzenden Kügelchen im peripheren Odontoblastenkörper, die ebenfalls unfärbbar sind, treten könnten. Nehmen wir auch eine Betheiligung der Odontoblasten mit besonderen Producten an der Bildung der membrana praeformativa an, so würde sie sich aus den folgenden Elementen aufbauen:

1. aus dem von Anfang an bestehenden hellen Peripheriesaum,

2. aus den damit teilweise verschmolzenen Fortsätzen der primären Odontoblasten,

3. aus den Fasern des interzellulären Netzes und

4. aus dem Umwandlungsproduct der conjugirten Odontoblasten.

Dann würden die Elemente 1 und 2 nur für die erste Anlage in Frage kommen, das Element 3 bis zur Vollendung der Entwickelung des Zahnes, und von dieser Zeit ab würde Element 4 allein noch thätig sein.

Bei den vorangegangenen Betrachtungen haben wir absichtlich die Bildung eines Odontoblastentheiles übergangen, des Dentinfortsatzes. Von den Fortsätzen der primären Odontoblasten verschmelzen wohl die meisten zur Bildung der membrana praeformativa, stets bleibt aber wenigstens einer erhalten und dieser zeichnet sich von vornherein durch seine Stärke aus; ist er verästelt, so sind auch die gewöhnlich kurzen und dicken Aeste vorhanden. Dass gelegentlich auch zwei Fortsätze des primären Odontoblasten persistiren können, ist sicher, nie sah ich dagegen deren sechs, wie nach Boll (17) die meisten Lehrbücher citiren, selbst nicht in sehr frühen Perioden der Dentinbildung.

Leider habe ich mich an meinen Praeparaten nicht von dem Verhalten oder der Bildung dieser Fortsätze bei den Conjugationsvorgängen überzeugen können, wie sie Morgenstern darstellt. „Bei der Verschmelzung einer Gruppe Elementarzellen zu einem Odontoblasten vereinigen sich die Dentinfortsätze dieser Zellgruppe nur dann zu einem gemeinschaftlichen, wenn die Achse des Odontoblasten vertical zum Dentinrande gerichtet ist und die einzelnen Elementarzellen dieser Gruppe unter sich die gleiche Richtung haben. Bei allen anderen Gruppirungen verschmilzt der Dentinfortsatz je einer conjugirten Elementarzelle eines Odontoblasten mit dem Dentinfortsatze derjenigen Elementarzelle der Nachbargruppe, welche ihm in der vertical zum Dentinrande durch ihn gezogenen idealen Linie am nächsten liegt“. Daraus resultirt, dass „sämmtliche aus der Verschmelzung von Hauptfortsätzen von Elementarzellen hervorgegangenen Dentinfortsätze stets vertical zum Zahnbeinrande gestellt sind“ und so für den Aufbau des Dentins als „Richtungsfasern“ dienen zu können. Diese Darstellung hat zweifellos ausserordentlich viel Bestechendes, aber sie fusst eben auf der Ansicht, dass die Odontoblasten erst durch Conjugation der Elementarzellen entstanden sind.

Der Abgang des Dentinfortsatzes aus dem Odontoblasten kann in verschiedener Weise erfolgen: einmal geht der Odontoblast unter allmählicher Verjüngung direct in den Fortsatz über, an anderen Stellen sehen wir auf dem peripheren Odontoblasten gleichsam einen Deckel (Wenzel [2]) aufsitzen, den der Fortsatz entweder in der Mitte oder häufig auch an der Seite zu durchbohren scheint. Die Verzweigung der Fortsätze findet, soweit sie nicht von Anfang an bestand, erst in der Nähe der Dentinschmelz- oder Dentincementgrenze statt und zwar meist dichotomisch, vielfach durchsetzen auch die Fortsätze unaufgezweigt, möglichst in der Achse des Odontoblasten verlaufend, das Dentin, ohne auf diesem Wege eine merkliche Verjüngung gezeigt zu haben, und enden mit einer knöpfchenartigen Anschwellung. Diese Verhältnisse gelten jedoch nur für den jungen Zahn bei dem die Dentinbildung erst begonnen hat; in den späteren Perioden

treten zu den schon vorhandenen dann noch secundär entstehende Seitenzweige der Dentinfasern (Kölliker [12]) hinzu.

Fragen wir nun: wie wird das Dentin gebildet? so lautet die Antwort: man hat bis jetzt nur eine ungefähre Vorstellung davon, man kennt nur die Elemente, die den Aufbau besorgen; wie die Elemente bauen, mit welchen Materialien, das kennen wir ebensowenig, als die chemischen und physikalischen Eigenschaften des Baumateriales. Man nimmt an, dass, von einer gewissen Zeit ab, in die von collagenen Fasern durchzogene dentinogene Substanz Kalk, in unbekannter Form, von der Peripherie nach dem centralen Theile fortschreitend, eingelagert werde. Dabei wird der Verkalkungszone, bis zur vollendeten Entwickelung des Zahnes, immer neugebildete collagene Grundsubstanz entgegengeschoben, doch scheint die Verkalkung nicht continuirlich, sondern schichtenweise einzutreten, worauf nicht nur die im fertigen Zahnbein intensiver färbbaren Conturlinien, sondern auch dessen Spaltbarkeit in bestimmter Richtung hinweisen. Wie soll man sich aber die neben einander hergehende Bildung von dentinogener Substanz und deren Verkalkung denken, vermittelt durch dieselben Elemente, die Odontoblasten? Wo und wie wird das Collagen gebildet, woher und in welcher Form der Kalk bezogen? Sind es die Conjugationszellen, die, durch permanentes Nachrücken und Uebergeben und Zerfallen im Odontoblastenkörper, das Collagen liefern, und beziehen die Odontoblasten aus den in ihre Lage eintretenden Capillarschlingen den Kalk? Oder ist es gerade umgekehrt? Noch weitere Punkte sind zu berücksichtigen: in der Pulpa des fertigen Zahnes scheinen die Conjugationszellen zu fehlen und auch die im jugendlichen Zahne so zahlreichen Capillaren der Odontoblastenschicht zum grössten Theil obliterirt zu sein; übernehmen es nun jetzt die Odontoblasten, die zur Erhaltung des Gewebes unentbehrlichen Stoffe, Collagen und Kalk, aus den transsudirenden Bestandtheilen des Blutes zu beziehen, zu bereiten und in das Gewebe zu transportiren und hier zu vertheilen? Und benutzen beim Stoffwechsel des Zahnes die Zerfalls- und die Regenerationsproducte dieselben vorgeschriebenen Wege, nämlich die Dentinfasern mit ihren Zweigen? Oder verarbeiten gar die Odontoblasten die Abfallsstoffe mit dem vom Blute bezogenen Material zu Ersatzstoffen? — Ueber diese Fragen könnte nur die physiologische Chemie Aufschluss geben, aber auch sie stösst hier auf Schwierigkeiten. Wir kennen nicht die chemische Form der Substanzen, die die Gefässwand passiren, wir wissen nicht, ob innerhalb der Zellen dieselben chemischen Prozesse eintreten, wie in den Gefässen, und so können wir ebensowenig behaupten, dass die Calcium- und Magnesiumphosphate erst in den Odontoblasten gebildet würden, als wir Collagen im Blute oder in der Zelle nachzuweisen vermögen. Wäre der Odontoblast eine chemische Retorte, so könnte man in seinem Plasma durch Mischung

einer ammoniakhaltigen Lösung von secundärem Natriumphosphat mit Calciumchloridlösung (Vorgänge, die im Bereiche der Möglichkeit liegen) den gallertigen Niederschlag des tertiären Calciumphosphates entstehen und in dieser Form in die dentinogene Substanz transportiren lassen. Dort würde dann, in Folge der möglichen Wasserentziehung durch die collagenen Fasern, das Phosphat allmählich getrocknet und als feinkörniges Pulver zwischen den Fasern liegen bleiben. Leider ist das aber vorläufig nur „graue Theorie“.

Wenn wir uns nunmehr zur Betrachtung der übrigen Pulpazellen wenden, so haben wir sie bisher in ihrer Entwickelung bis zu der Zeit verfolgt, in der sie vielfach verzweigte Zellen darstelleu, die gegenseitig mit ihren feinen Aesten reichlich anastomosiren. Auf dem Schnitt durch eine junge Pulpa ist man erstaunt über den Reichthum der in verschiedenster Weise vom Messer getroffenen feinen und feinsten Ausläufer (Fig. 3). Späterhin differenziren sich aber diese Zellen und Fig. 3 zeigt bereits die zwei verschiedenen Arten, nämlich Zellen von mehr cubischer Gestalt und solche, die sich mehr der Spindelform nähern. Diese Letzteren überwiegen beim weiteren Wachsthum immer mehr und mehr, und bleiben schliesslich fast als einzige Elemente noch übrig, wenn man von den vereinzelten Vertretern des ersten Typus in der Nähe der grossen Gefässe absieht. Dabei ändert sich auch der Charakter ihrer Verzweigung insofern, als die Spindelzellen späterer Lebensperioden die reiche Seitenaufzweigung nicht mehr in dem Maasse zeigen, wie die der jungen oder fötalen Pulpen.

Mit dem Wachsthum des Zahnes wechselt aber nicht allein die Form der Pulpazellen, sondern auch deren Zahl. Für die Zeit bis zum Durchbruch des Zahnes vermag wohl die Function der sich immer neu bildenden Conjugationszellen die Erklärung für die Zellverminderung abzugeben, in späterer Zeit giebt vielleicht die Berücksichtigung der Gefässvertheilung dafür einen Fingerzeig.

Wenn es als Gesetz gelten dürfte, dass der Zellreichthum eines thierischen Organes auch abhängig ist von der Entwickelung und Ausdehnung des Capillarsystems, so würde die Richtigkeit dieses Satzes für die Pulpa ihre Bestätigung finden.

Die durch den Wurzelkanal des Zahnes eindringende Arterie theilt sich gewöhnlich kurz nach ihrem Eintritt in mehrere Aeste, die, einander parallel, unter Abgabe von meist unter rechtem Winkel abgehenden Seitenästchen, nach der Spitze der Pulpa laufen. In der Regel teilen sich die Seitenästchen nach kurzem Verlaufe unter Winkeln von 180° oder wenigstens sehr stumpfen Winkeln dichotomisch, und diese Zweige geben nun ihrerseits, unter annährend rechten Winkeln, Zweigchen ab. Die Zweigchen bilden nach ihrer Auftheilung das reichlich anastomosirende, arkadenförmige,

von Weil (15) als Capillarnetz beschriebene Netz. Die Gefässe dieses Gebildes zeigen keine Musculatur mehr. Man hat aber wohl dieses Netz nicht allein der Weite seiner Gefässe wegen als vorcapilläres Netz aufzufassen, sondern noch mehr aus dem Grunde, dass aus ihm erst die nur für ein Blutkörperchen durchgängigen Capillaren entspringen und zwischen die Odontoblasten eindringen. Die vergleichende Anatomie wird in diesen Capillaren, die schon von anderen Seiten wiederholt erwähnt worden sind, den Uebergang zu den Gefässen des Vasodentin vermuthen. Aus den capillären und vereinzelt auch schon aus den vorcapillären Gefässen fliesst das Blut in venöse analoge Capillaren und Vorcapillaren, die sich, zu Stämmchen vereinigt, nach kurzem Verlauf in relativ weite Gefässe einsenken. Diese Venen liegen dicht unterhalb der arteriellen Arkaden und führen ihr Blut den centralen Hauptstämmen zu, die, jeweilig in mehrfacherer Anzahl als die Arterien, durch den Wurzelkanal den Zahn verlassen.

Mit der Ausbildung dieses Gefässnetzes gehen die Veränderungen in der Menge der zelligen Pulpaelemente Hand in Hand. Die in frühen Lebensperioden gleichmässig zellenreiche Pulpa verliert allmählich im Centrum, da hier die Zahl kleinerer Gefässe immer geringer wird, ihren Zellenreichthum. Zunächst verwandeln sich, wie bereits erwähnt, die verästelten Zellen, bis auf die wenigen in unmittelbarer Nähe der Gefässe, in Spindelzellen; deren Kerne büssen dann später ihr Färbvermögen mehr und mehr ein und gleichzeitig schwindet das Protoplasma. Fettige Degeneration oder körniger Zerfall konnte bei diesem Vorgange nicht nachgewiesen werden. Ausser der Odontoblastenreihe wird, wie es scheint, noch eine Zone von Zellen auf bestimmte Zeit vom Untergange ihrer Elemente verschont; diese Zone liegt ebenfalls peripher und zwar über dem Vorcapillarennetz. Hier findet sich bei manchen Thieren, sehr deutlich bei Kätzchen, und nach Weil's (16) Abbildungen auch beim Menschen eine gut abgegrenzte und durch den Besitz einer etwas reicheren Anhäufung von Spindelzellen ausgezeichnete Schicht, die freilich je nach dem Alter und der Art des Thieres in ihrer Breite wechseln kann. Diese intermediäre Schicht stellt wohl einen Rest der Conjugationszellenlage dar, der, gleichsam als Reservematerial, faculativ in Function tritt, wie man aus der Form der obersten Zelllage vielleicht schliesen darf. Zwischen dieser Schicht und der Odontoblastenlage findet sich nun regelmässig, allerdings in ihrer Breite von Alter ud Art des Thieres abhängig, eine helle Zone, die nur von den centralen Fortsätzen der Odontoblasten und den peripheren der obersten Zelllage der intermediären Schicht, den Capillaren und den Nerven gebildet wird, die sogenannte Weil'sche Schicht. Diese Weil'sche Schicht scheint in ihrer Existenz an die intermediäre gebunden zu sein derart, dass, wenn die letztere fehlt, auch die erste nicht mehr nachweissbar ist.

Vor und während des Conjugationsstadium der Odontoblasten werden die zarten Fasern der Weil'schen Schicht durch die dicht gedrängten Zellenlagen an der Peripherie verdeckt; im entwickelten Zahne gehen sie continuirlich in die gleichstarken Fasern über, die das charakteristische Netzwerk der im Wachsthum völlig abgeschlossenen Pulpa bilden.

Es ist somit die Weil'sche Schicht ein Product der Wachsthumsveränderungen der Pulpa, abhängig von dem Auftreten und dem Verschwinden der intermediären Schicht.

Fragen wir nun nach dem weiteren Schicksale der im Pulpacentrum zu Grunde gehenden Zellen, so lehrt ein Vergleich der Bilder 3 und 4, dass dieser Untergang nur auf dem Schwinden der Kerne und auf einem theilweisen Verlust des Protoplasma beruht, ein anderer Theil des Plasmas bleibt erhalten. Imponirt in Fig. 3 der Zellenreichthum, so fällt in Fig. 4 die Zellenarmuth auf. Zwischen den beiden Vorcapillaren der Fig. 4 liegen nur wenige grösstentheils schon veränderte Zellen des verzweigten Typus und einige Spindelzellen. Beide Präparate stammen vom Kaninchen, sind gleich stark vergrössert und gleichmässig gefärbt (nach Haidenhain-Krause), sowie gleich stark im Schnitt, aber während Fig. 3 die Verhältnisse der Pulpa eines neugeborenen Kaninchens darstellt, giebt Fig. 4 die Pulpastructur fünf Monate später wieder. Die Zellen der älteren Pulpa zeigen zwar nicht mehr die reiche Verästelung, wie die der jungen, aber sie erscheinen in einem feinen Netzwerk aufgehängt, dessen unregelmässige Maschen sich nur hier und da in ihrer Gestalt der Kreisform nähern. Ob diese rundlichen Löcher die Querschnitte von Lymphgefässen sind, ist nicht zu entscheiden. Dass dieses Netzwerk, dessen Feinheit wohl der beste Zeichner nicht fein genug wiedergeben dürfte, nicht ein Gebilde eigener Art ist, sondern mit den Ausläufern der Pulpazellen in ursächlichem Zusammenhang steht, ist um so wahrscheinlicher, als die zahlreichen Anastomosen der zelligen Ausläufer ja gleichsam ein Vorstadium des späteren Netzes bilden.

Nicht identisch mit dem eben Besprochenen ist das früher Erwähnte, nach Ciąglińki's Färbung blau tingirte, Netz, das vielleicht einer Zwischensubstanz seine Entstehung verdankt, während das erste zelliger Abstammung ist.

Von diesen beiden Netzen muss streng geschieden werden das dichte Flechtwerk gewellter Fibrillen, die parallel zur Achse des Zahnes von der Wurzel zur Krone ziehen und sich, nach dem übereinstimmenden Urtheil der Beobachter (v. Ebner, Toldt [16] u. a.), nirgends zu Bündeln vereinigt finden. In Pulpen, die in Poljakoff's (6) Gemisch fixirt waren, wurden diese Fibrillen durch Osmium geschwärzt (Fig. 5). Ihre histochemische

Natur liess sich nicht bestimmen; Unna's Methode versagte (14) vielleicht der Fixation wegen.

Weitere Aufschlüsse über die Natur und Bedeutung dieser im thierischen Gewebe anscheinend sehr verbreiteten netz- oder geflechtartigen Elemente stehen von anderer Seite, vielleicht schon in nächster Zeit, zu erwarten.

Um noch mit einem Worte der Pulpanerven zu gedenken, so ist ihre Darstellung, trotz aller Bemühungen auch von meiner Seite, bis heute noch nicht in befriedigender Weise gelungen. Die Versuche scheitern fast alle daran, dass auf die Metallimprägnation die Entkalkung folgt; aber auch das nach A. Bethe fixirte Methylenblau verträgt eine spätere Säureeinwirkung nicht. Am aussichtsvollsten scheint die Vergoldung der Nerven, bei vorangehender und folgender Ameisensäurebehandlung, zu sein, weil dabei mit der Reduction des Goldsalzes gleichzeitig die Entkalkung eintritt; doch sah ich auch von dieser Methode keine ermuthigenden Resultate.

Indess scheint soviel vorläufig doch wahrscheinlich zu sein, einmal, dass die Pulpa keine Ganglienzellen enthält, und zum Anderen, dass, nach den Beobachtungen von G. Retzius (18) und meinen eigenen, die Achsencylinder knopfförmig zwichen den Odontoblasten dicht unter dem centralen Dentinrande endigen. Ein Umspinnen der Odontoblasten durch die Aufzweigungen des Achsencylinders ist nicht beobachtet worden, ebensowenig hat die Angabe Boll's (17) von ihrem Eintritt in die Dentincanälchen Bestätigung gefunden.

Dentin.

Dass den Untersuchungen V. v. Ebner's über die Grundsubstanz des Dentins nichts hinzuzufügen ist, erkannte ich sehr bald und beschränkte mich daher, den Verlauf, die Verzweigungs- und Endigungsweise der Dentincanälchen zu verfolgen. Zur Darstellung dieser Elemente hat sich mir die von Zimmermann angegebene Injectionsmethode des trockenen Zahnes, die ich der Darstellung Schaffer's (10) entnahm, vorzüglich bewährt. Mit der Säge möglichst dünn geschnittene Zahnstücke kocht man in gesättigter alkoholischer Fuchsinlösung und lässt diese erkalten; wiederholt man Kochen und nachfolgendes längeres Verweilenlassen in der sich abkühlenden Lösung mehrmals, so erreicht man, dass die Luft aus den Dentincanälchen herausgetrieben wird und an ihre Stelle der Farbstoff tritt. Man hat dann nur noch den Schnitt zu trocknen und auf einem mit Xylol befeuchteten Schleifstein, am besten Arkansassteine, dünn zu schleifen und in Balsam einzuschliessen. Das von W. Lepkowski (1) empfohlene Chlorgold-Ameisensäuregemisch lieferte mir keine so schönen und bis in

die feinsten Auszweigungen der Canälchen vollständigen Bilder, wie das Injectionsverfahren.

Die Dentincanälchen verdanken ihre Existenz den peripheren Odontoblastenfortsätzen, insofern als diese die primären Elemente sind, die durch Kalkabscheidung zur Bildung der Canäle Veranlassung geben. Die Menge und die Feinheit der Fasern und damit der Canälchen scheint mit dem Wachsthum des Zahnes in dem Verhältnis zu stehen, das die Fasern immer zahlreicher und feiner werden, je mehr sich der Zahn seinem definitiven Zustand nähert.

Eine nothwendige Forderung für den allezeit ungestörten Verlauf der Zahnfasern und ihrer physiologischen Function ist die Erhaltung des gleichweiten Lumens der Dentincanälchen. Dieses Postulat wird erfüllt dadurch, dass die Canälchen eine besondere Auskleidung besitzen, die Neumann'schen Scheiden. Neumann (19) hatte diese Gebilde und zugleich die entsprechenden des Knochens zuerst isolirt dargestellt und darauf aufmerksam gemacht, dass sie die resistentesten Elemente das Körpers insofern seien, als sie selbst durch faulige Maceration mit nachfolgender oder vorangehender Behandlung in kochenden Laugen und Säuren nur sehr schwer zu zerstören seien. Freilich konnte für ihre Entstehung sowohl von ihrem Entdecker, als von späteren Beobachtern eine befriedigende Erklärung ebensowenig gegeben werden, als bis jetzt eine unbestrittene Angabe über ihre chemische Natur vorliegt, wenn schon wir vorläufig mit Brösike (20, 21) annehmen dürfen, dass die Neumann'schen Scheiden aus einer dem Keratin sehr verwandten Substanz bestehen. Naturgemäss müssen Zahnfasern und Scheiden in bestimmten Wechselbeziehungen zu einander stehen: die Fasern haben die Scheiden, von denen ihre Existenz abhängt, zu erhalten; die Scheiden ihrerseits garantiren den Fasern das gleichweit bleibende Lumen und lassen sowohl die von den Fasern ausgehenden, der Erhaltung des Dentins dienenden Stoffe passiren, als auch die aus dem Dentin stammenden Stoffwechselproducte zu den Fasern zurückgelangen. Ob aber die Scheiden eine Verbindung mit dem Kalk eingehen, oder, analog den Fibrillen der Grundsubstanz, den Kalk nur in Form feinster Körnchen führen, lässt sich schwer entscheiden; dass sie aber Kalk enthalten, dafür scheint, neben anderen Umständen, auch die Intensität der Färbbarkeit durch Haematoxylin zu sprechen. Nach alledem dürfte es sehr wahrscheinlich sein, dass für die Existenz der Scheiden der Kalk eine gewisse Rolle spielt, und es ist daher begreiflich, dass die Scheiden eben nur im verkalkten Dentin zu finden sind, während sie in der dentinogenen Substanz vollständig fehlen (Figg. 6 und 7).

Die Dentincanälchen zeigen, am deutlichsten im ausgebildeten Zahne, unter einander mannigfache, mehr oder minder wesentliche Unterschiede

und zwar nach dem Kaliber, der Verlaufsweise, der Verzweigungsart und der Form ihrer Endigung.

Im Dentin menschlicher Zähne finden sich zwei, scharf von einander trennbare Arten von Canälchen: die eine zeichnet sich durch geringe Kaliberstärke und mässige Ausbildung der Verästelung, die andere durch grosse Kaliberstärke und üppigste Entwickelung der Seitenzweige aus (Fig. 8a). Nennt man die erste Art Zwerg- und die zweite Riesencanälchen, so ist das Querschnittsverhältniss ungefähr 1 : 4. Die Zwergcanälchen sind in grösseren Gruppen zusammengelagert und lassen zwischen diesen Gruppen compactere Dentinsäulchen stehen, die von ihnen gar nicht oder nur hier und dort canalisirt werden. Dafür liegen im Centrum der Dentinsäulen einzelne Riesencanälchen. Diese Anordnung findet sich vom Zahnhals an in der ganzen Wurzel; im Kronentheil herrscht eine grössere Gleichmässigkeit und die Riesencanälchen werden hier ebenso vermisst, wie die auf ungleiche Verkalkung (Lepkowski [1]) zurückgeführten Dentinsäulen.

Was die Verlaufsweise anlangt, so können die Canälchen die mannigfachsten Abweichungen von dem vorherrschenden leicht S- oder schraubenförmig gewundenen oder gewellten Typus zeigen, doch mit der Einschränkung, dass die Stämme aller Canälchen sich in ihrem Verlauf im peripheren Dritttheil des Dentins immer mehr der geraden Linie nähern. Ueberhaupt unterscheidet sich das periphere Dritttheil von dem übrigen Dentin, so auch durch den Reichthum an Theilungen und Verästelungen der Canälchen. Die Theilungen, die eine auffallende Verkleinerung im Kaliber des Stammes hervorrufen, sind von den Verästelungen, die dieses Kriteriums entbehren, zu unterscheiden. Die Theilung findet meist nur im centralen und im peripheren Dentindritttheil statt, im mittleren überwiegen die Verästelungen, ausgenommen sind davon die Riesencanälchen, die sich überall gleichmässig theilen und verästeln. Anastomosen kommen sowohl zwischen den Theilungen, als auch und noch weit häufiger zwischen den Aestchen vor und zwar brauchen diese Anastomosen durchaus nicht die nächsten Nachbarcanälchen zu verbinden, sondern können ganze Reihen überspringen (vergl. Fig. 7). Dass aber keineswegs alle feinen Aeste und Aestchen mit benachbarten in Verbindung treten, davon kann man sich an guten Injectionspraeparaten leicht überzeugen. Die Aestchen schwanken sehr in Kaliber und Länge und stehen im Dienste der Vergrösserung der dentinerhaltenden Fläche. Am schönsten zeigt sich diese Bestimmung in den äusserst feinen Auszackungen in den Wandungen der Riesencanälchen und man muss diese wohl für die Praedilectionsstellen der Dentinerkrankungen halten, namentlich der Caries, die hier für ihre zerstörende Thätigkeit den günstigsten Angriffspunkt findet. Selbstredend wurden für die Untersuchungen nur gesunde Zähne verwandt.

Im Bezug auf die Verästigungsart im ganzen Verlaufe der Canälchen lässt sich sagen, dass im centralen Dritttheil die gleichmässig kurzen, in der Regel ungetheilten Aestchen nach allen Seiten meist unter annähernd rechtem Winkel abgehen und dabei nie über den Nachbarcanal hinausreichen. Durch die hier zahlreichen Anastomosen kann allerdings der Anschein erweckt werden, als habe man verschieden lange Aestchen vor sich, doch wird diese Täuschung dadurch erklärt, dass die anastomosirenden Aestchen zweier Nachbarcanälchen die gleiche Axe haben.

Im mittleren Dentindritttheil findet sich, gleichsam als Ersatz für die fehlende Theilung, die Verästigung sehr reich ausgebildet. Hier vermisst man die Gleichmässigkeit in der Länge der Aeste vollständig, während die Gesetzmässigkeit des radiären Abganges gewahrt bleibt, nur mit der Aenderung, dass die Aestchen gewöhnlich, je näher der Peripherie sie von dem Hauptstamme oder dessen Theilungen entspringen, in um so spitzeren Winkeln abzweigen.

Eine Sonderstellung zu dem übrigen Dentin nimmt das periphere Dritttheil ein, insofern hier ausser der Verästelungsart, auch die Endigungsweise und die Region des Zahnes in Betracht kommt. In den tieferen Schichten des mit Schmelz bedeckten Zahnabschnittes überwiegt der Reichthum an feinen, kurzen und wenig aufgezweigten Aestchen über die Theilungen. Die Aestchen, deren Abgangswinkel sehr schwanken hinsichtlich ihrer Grösse, werden aber in der Nähe der Dentin-Schmelzgrenze immer seltener und schliesslich theilt sich das Canälchen kurz vor der Endigung dichotomisch und sendet einen oder beide Theile bis an die Grenze heran, wo sie meist knöpfchenförmig enden, oder der eine Theilcanal zieht in den Schmelz hinein und endet keulen- oder knopfförmig. Liegt die Zweitheilung tiefer im Dentin, so erreicht in der Regel nur der eine Theilcanal die Schmelzgrenze oder überschreitet sie, um in der erwähnten Weise zu enden (Fig. 8 b). In ihrem Verlaufe treffen die Canälchen dieses Abschnittes vielfach auf ein Hinderniss, das ihnen in Gestalt der Czermak'schen Interglobularräume in den Weg tritt. Wie schon Czermak (22) richtig dargestellt hat, findet nur ein Theil der Canälchen hier sein Ende, während ein anderer durch die Substanz der Interglobularräume seinen Weg fortsetzt. Da diese Gebilde nur Stellen unverkalkter Grundsubstanz sind, so wäre es interessant gewesen zu erfahren, ob hier Neumann'sche Scheiden vorkommen oder nicht. In meinen Praeparaten konnte ich nur die ungestörte Continuität der Scheiden constatiren, für die An- oder Abwesenheit der Interglobularräume fehlt ja leider im entkalkten Zahne jedes Merkmal.

Den Uebergang vom Schmelz- zum Cementtheil des Dentins bildet die Gegend des Zahnhalses, denn es kommt hier in der Tiefe die reiche

Verästelung, an der Oberfläche neben dieser noch dichotomische Theilung mit Endknöpfchen, die etwas entfernt von der Peripherie liegen, vor.

Der vom Cement bedeckte Zahnabschnitt besitzt in seinem peripheren Dentindritttheil die reichste Ausbildung der Verzweigung im ganzen Zahn, während die Theilung der Canälchen zu den Seltenheiten gehört. Die verschieden langen Aestchen anastomosiren häufig mit einander und sind sehr fein und äusserst zahlreich; nach der Peripherie hin prägen sich die beiden letzten Eigenschaften immer mehr aus, so dass die mit Fuchsinlösung injicirten Praeparate bei mittlerer Vergrösserung diese Zone als intensiv rothes Band erscheinen lassen und erst mit stärkerer Vergrösserung die Auflösung in die feinsten Endfäserchen möglich wird. Vor der Dentin-Cementgrenze liegt eine Schicht, die den Interglobularräumen ähnliche Gebilde enthält, die granular layer von Tomes. In diesen jedenfalles auch mit Zahnknorpel erfüllten Räumen findet ein Theil der Verästelungen sein Ende, ein anderer geht zwischen ihnen durch, um äusserst fein kurz vor der Cementgrenze zu enden. Aus der Menge der dicht unterhalb der granular layer vorhandenen Anastomosen, vermuthet Lepkowski, dass die Räume dieser Schicht aus den erweiterten Enden der Canälchen, deren Wände zerstört wurden, hervorgegangen seien. Da wir über die Resorptionsvorgänge innerhalb des Dentins noch keine sichere Kenntiss haben, so scheint es vorläufig angemessener, auch für die Entstehung der granular layer die von Czermak für die Bildung der Interglobularräume gegebene Erklärung in Anspruch zu nehmen.

Dass noch manches Gebilde dunkler Herkunft und Bedeutung im Dentin verborgen ist, dafür mögen die Bilder der Figg. 8c und 9 Beispiele sein. Das erste Praeparat stammt aus dem Wurzeldentin eines menschlichen Zahnes, das andere stellt eine Parthie des Kronendentins, eines noch nicht durchgebrochenen Zahnes von einem vier Monate alten Hund, dicht unter dem Schmelz dar. Die in Fig. 9 zwischen den Endigungen der Dentinfasern liegenden eiförmigen Gebilde scheinen sich aus kleinen polygonalen, ellipsoiden oder kugeligen Körpern zusammenzusetzen und lassen dunklere und heller gefärbte Stellen unterscheiden. Sie fanden sich nur an Hundezähnen, die noch in der Entwickelung begriffen waren und konnten an der Peripherie des verkalkten Dentins bis in dessen jüngste Anlagen nachgewiesen werden.

Ich schliesse damit, die Ergebnisse meiner Untersuchungen nochmals kurz zusammenzufassen:

Die Zellen der Pulpa zeigen nach Form und Menge in verschiedenen Lebensperioden charakteristische Unterschiede.

Der Form nach sind drei Arten von Zellen zu unterscheiden, die in folgender Weise durch Umwandlung aus einander hervorgehen:

1. Rundzellen mit grossem Kern und spärlichem Protoplasma.

2. Unregelmässig gestaltete Zellen mit vielfach verästelten, häufig anastomosirenden Ausläufern.

3. Spindelförmige Zellen mit denselben Eigenschaften, wie die vorhergehenden.

Die Umwandlung der Zellform beginnt an der Peripherie und schreitet nach dem Centrum der Pulpa fort.

Die äusserste periphere Lage der verästelten Zellen enthält ausschliesslich die Elementarzellen (Morgenstern) oder Primärodontoblasten. Central von diesen liegt eine Zellschicht, die mit Rücksicht auf die Function ihrer Elemente als „Conjugationszellenschicht" bezeichnet wird.

Durch Conjugation der Primärodontoblasten mit den Conjugationszellen entstehen die secundären Odontoblasten, die nunmehr Dentin bilden. Die Conjugationsvorgänge sistiren wahrscheinlich erst mit der Vollendung des Wachsthums im Zahne.

Von den peripheren Aestchen der Primärodontoblasten bleibt stets mindestens eines, vor den anderen durch grössere Kaliberstärke ausgezeichnetes, erhalten und stellt die Anlage des späteren Dentinfortsatzes dar. Die übrigen Aestchen verlieren sich in dem von Anfang an bestehenden hellen Peripheriesaum und bilden im Verein mit diesem, und dem wahrscheinlichen Umwandlungsproduct der peripheren Odontoblastenenden und den Fasern eines vermuthlich aus der Intercellularsubstanz hervorgegangenen Netzes die sogenannte Membrana praeformativa, welche die erste Form der „dentinogenen Substanz" ist. Da für die weitere Entwickelung der Dentingrundsubstanz anscheinend nicht mehr alle die vier genannten Factoren zusammenwirken — zuerst fällt naturgemäss die Betheiligung des Peripheriesaumes weg — so ist für das spätere Product „dentinogene Substanz" als Bezeichnung vorzuziehen.

Die Menge der Zellen scheint abhängig zu sein von der Ausbildung des Capillarsystems derart, dass dort die meisten Zellen angetroffen werden, wo das Capillarnetz am dichtesten ist, also an der Peripherie der Pulpa.

In Zusammenhang mit der Ausbreitung der Blutgefässe steht offenbar auch die im weiteren Verlaufe der Entwickelung auftretende allmähliche Rarefizirung der verzweigten Zellen im Pulpacentrum, da hier die Gefässstämme liegen.

An Stelle der untergegangenen Zellen findet sich später ein zartes Netzwerk (celluläres Netz), das sehr wahrscheinlich aus den so zahlreichen Anastomosen der Zellausläufer hervorgegangen ist.

Von der Rarefizirung der Pulpazellen wird für eine bestimmte, aber nach der Thierart wechselnde, Periode eine Zelllage verschont, die peripher

von den vorcapillären Arcaden liegt, die Spindelzellen führende intermediäre Schicht.

So lange die intermediäre Schicht besteht, zeigt sich zwischen ihr und der Odontoblastenlage eine in der Breite sehr variable, helle Zone, die sogenannte Weil'sche Schicht. Für die zarten faserigen Elemente (Zellfortsätze) der Weil'schen Schicht bildet die intermediäre gleichsam einen Contrast, durch dessen Wirkung die Weil'sche Schicht erst deutlich sichtbar wird.

Die Grundsubstanz der Pulpa lässt bei bestimmter Behandlung ein dichtes Geflecht von Fibrillen erkennen, die, einander parallel angeordnet, in der Axe des Zahnes zu verlaufen scheinen.

Im Dentin kann man zwei Arten von Canälchen unterscheiden: Zwergcanälchen von schwachem Kaliber und mässig reicher Verästigung, und Riesencanälchen von grossem Kaliber und reicher, überall gleichmässig ausgebildeter Verästigung.

Riesencanälchen fanden sich nur im Dentin der Zahnwurzel.

Die Dentincanälchen unterscheiden sich in ihrer Verlaufs-, Theilungs- und Endigungsweise mehr oder minder wesentlich von einander und zwar sowohl nach der Tiefe der Dentinschichten, als auch dem Zahnabschnitt nach, so dass für jedes Dritttheil des Dentinmantels und für Krone, Hals und Wurzel des Zahnes nach den erwähnten Gesichtspunkten annähernd ein Typus aufgestellt werden kann.

Die Neumann'schen Scheiden scheinen in ihrer Existenz an die verkalkte Dentinsubstanz gebunden zu sein; in der dentinogenen Zone sind sie nicht nachweissbar.

Litteraturverzeichniss.

1. W. Lepkowski, Beitrag zur Histologie des Dentins mit Angabe einer neuen Methode. *Anatomischer Anzeiger*. 1892.

2. J. Scheff jun., *Handbuch der Zahnheilkunde*. 1891.

3. M. Ogata, Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Secretion. *Dies Archiv*. Physiol. Abth. 1883.

4. R. Krause, Zur Histologie der Speicheldrüsen. *Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwickelungsgeschichte*. Bd. XLV.

5. A. Kolossow, Ueber eine neue Methode der Bearbeitung der Gewebe mit Osmiumsäure. *Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie und mikroskopische Technik*. Ref. Bd. IX.

6. P. Poljakoff, Beitrag zur mikroskopischen Anatomie und Physiologie des lockeren Bindegewebes. *Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwickelungsgeschichte*. Bd. XLV.

7. A. Cięgliński, Ein Beitrag zur mikroskopischen Technik bei der Untersuchung des Rückenmarkes und der peripheren Nerven. *Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie*. Bd. VIII.

8. A. Böhm und A. Oppel, *Taschenbuch der mikroskopischen Technik*.

9. S. Gage, Methods of decalcification in which the structural elements are preserved. *Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie* u. s. w. Ref. Bd. X.

10. J. Schaffer, Die Methodik der histologischen Untersuchung des Knochengewebes. *Ebenda*. Bd. X.

11. R. Haug, Die gebräuchlichsten Entkalkungsmethoden. *Ebenda*. Bd. VIII.

12. A. Kölliker, *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*. 1867.

13. W. Waldeyer, Bau und Entwickelung der Zähne. Stricker's *Handbuch der Lehre von den Geweben*.

14. P. G. Unna, Basophiles Collagen, Collastin und Collacin. *Zeitschrift für wissensch. Mikroskopie*. Ref. Bd. XII.

15. L. A. Weil, Zur Histologie der Zahnpulpa. *Habilitationsschrift*. 1887.

16. C. Toldt, *Lehrbuch der Gewebelehre.* 3. Aufl.

17. F. Boll, Untersuchungen über die Zahnpulpa. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. IV.

18. G. Retzius, *Biologische Untersuchungen.* Bd. V und VI.

19. E. Neumann, *Beitrag zur Kenntniss des normalen Zahnbein- u. Knochengewebes.* 1863.

20. G. Brösike, Ueber die feinere Structur des normalen Knochengewebes. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XXI.

21. Derselbe, Ueber die sogenannten Grenzscheiden des Knochencanalsystems nebst Bemerkungen über die Keratinsubstanzen. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XXI.

22. J. Czermak, Beitrag zur mikroskopischen Anatomie der menschlichen Zähne. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1850.

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. II.)

Die Figuren sind vom Verfasser mittelst Zeiss'scher Camera lucida und möglichst im Farbentone des Praeparates bei einer Tubuslänge von 160 mm gezeichnet worden.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen fötalen menschlichen Kiefer, die Bildung der Membrana praeformativa darstellend. Fixation und Färbung nach Ciągliński. Blau: Membrana praeformativa und intercelluläres Netz. Leitz: Obj. VII, Oc. 1.

Fig. 2. Andere Stelle des Schnittes der Fig. 1; abgehobenes Dentinscherbchen. Blau: dentinogene Substanz; gelb: verkalktes Dentin. Leitz: Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 3. Schnitt durch die Pulpa eines neugeborenen Kaninchens; verästelte Zellen. Fixation und Färbung nach Methode 3. Leitz: Oelimmersion $^1/_{12}$, Oc. 3.

Fig. 4. Schnitt aus der Pulpa eines fünf Monate alten Kaninchens; celluläres Netz. Fixation und Färbung nach Methode 2. Leitz: Oelimmersion $^1/_{12}$, Oc. 3.

Fig. 5. Schnitt aus der Pulpa eines jungen Kalbes; Fibrillengeflecht. Behandlung nach Methode 4. Leitz: Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 6. Schnitt durch das Dentin eines jungen Hundes. Fixation: in 96 proc. Alkohol; Färbung: in Haematoxylin-Eosin nach Gage. Roth: Zahnfasern; blau: Zahnscheiden. Leitz: Oelimmersion $^1/_{12}$, Oc. 3.

Fig. 7. Schnitt durch das Dentin eines Kätzchens. Fixation: in der Sublimat-Kochsalzlösung nach Methode 2. Färbung: in Haematoxylin-Eosin nach Gage. Roth: Zahnfasern; blau: Zahnscheiden; graublau: junger Schmelz. Leitz: Obj. IV, Oc. 4.

Fig. 8. Drei Stellen aus dem Dentin eines menschlichen Praemolaren. Fuchsininjection und Behandlung nach Zimmermann-Schaffer. Leitz: Obj. VII, Oc. 1.

a) Ein Riesen- und ein Zwergcanälchen im mittleren Dentindrittheil.

b) Endigung der Canälchen an und über der Dentinschmelzgrenze. *o. T.* = oberflächliche Theilung; *t. T.* = tiefe Theilung der Canälchen (vgl. Text).

c) Endigung eines Theilcanälchens in einem birnförmigen Hohlraum an der inneren Grenze des äusseren Dentindrittheiles.

Fig. 9. Schnitt durch Dentin und Schmelz eines jungen Hundes; ovoide Körper. Fixation: in 90 procent. Alkohol. Färbung: in Hämatoxylin nach Gage. Leitz: Obj. VII, Oc. IV.

Zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates.

Von

Prof. Dr. F. Keibel
in Freiburg i/Brsg.

(Hierzu Taf. III—VII.)

Einleitung.

Die Entwickelungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates ist von jeher ein Lieblingsgebiet der Embryologen gewesen, und eine Reihe der berufensten Forscher der älteren und neueren Zeit haben an ihr mitgearbeitet. Wenn trotzdem auf dem so viel durchforschten Gebiet noch manche Frage ihrer Lösung harrt, so ist das nicht wunderbar; giebt doch in unserer Wissenschaft jeder Schritt vorwärts meist zur Stellung von neuen, früher vielfach kaum vorauszusehenden Fragen Veranlassung, aber es sind nicht nur solch neue Fragen, welche meiner Ansicht nach zu einer wiederholten Durcharbeitung des Gebietes auffordern, auch manche alte Frage harrt, wie das später weiter ausgeführt werden soll, noch einer definitiven nicht mehr anfechtbaren Entscheidung.[1]

Die vorliegende Arbeit soll nun nicht das ganze Gebiet der Entwickelung des Urogenitalapparates, sondern nur einen kleinen Theil desselben behandeln. Die Entwickelungsgeschichte der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Dammes beim Menschen in den ersten zwei Monaten seines Embryonallebens ist das Thema dieser Untersuchung. Der Abschluss bei der angegebenen Zeitgrenze findet darin eine Rechtfertigung, dass die äusseren Genitalien und überhaupt die

[1] Die Nachbildungen meiner Plattenmodelle, auf welche im Laufe dieser Arbeit vielfach Bezug genommen wird, werden demnächst durch das Atelier für wissenschaftliche Plastik von Ziegler veröffentlicht werden.

gröberen Verhältnisse der Genitalien beider Geschlechter bis zu diesem Zeitpunkt den gleichen Entwickelungsgang einhalten und erst nach dieser Zeit die geschlechtlich verschiedene Differenzirung der äusseren Genitalien und der Ableitungswege des Urogenitalapparates einsetzt. Uebrigens bildet die Arbeit nur einen Theil einer grösseren Untersuchungsreihe, welche mich seit Jahren beschäftigt, und über die ich auch bereits zu verschiedenen Malen berichtet habe. Wesentlich neue und unerwartete Aufschlüsse kann ich in diesem Aufsatze nicht versprechen, und doch darf ich wohl hoffen, dass derselbe allen willkommen sein wird, welche aus theoretischen oder auch aus praktischen Gesichtspunkten den hier behandelten Entwickelungsvorgängen Interesse entgegen bringen. Jeder, der die einschlägige ausserordentlich umfangreiche Litteratur genauer kennt, wird sich überzeugt haben, dass sich zwischen den Angaben der Autoren eine Reihe grösserer und kleinerer Widersprüche findet, und dass manche Unklarheit besteht, an die man zunächst nicht denkt, wenn man nur die glatte Darstellung eines Lehrbuches berücksichtigt. Dass dem so ist und zugleich die Gründe, warum dem so ist, dafür kann Born als berufener Zeuge gelten. Die Einleitung des trefflichen Referats über „die Entwickelung der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Dammes bei den Säugethieren", welches Born in den Berichten von Merkel und Bonnet veröffentlicht hat, lautet: „Die Entwickelungsgeschichte der Ableitungwege des Urogenitalapparates, sowie des Dammes bei den Säugethieren hat im letzten Jahrzehnt eine sehr eifrige und eingehende Bearbeitung erfahren. Trotz alledem bleibt es recht mühsam sich ein deutliches und zusammenhängendes Bild der einschlägigen Vorgänge zu verschaffen. Der Grund dafür liegt einmal am Material. Kein einziger der Autoren hat eine ganz vollständige Reihe von Embryonen einer Art von den frühesten in Betracht kommenden Stadien an bis zum Abschluss der Entwickelung zur Verfügung gehabt. Wichtiger aber scheint noch ein anderer Mangel. Es sind nur ganz vereinzelt Versuche, die sich auch nur auf wenige Stadien beziehen, gemacht worden, aus den Schnittbildern durch Modellirung die körperliche Form zu reconstruiren; und selbst von diesen Modellen sind nur die Bilder der Medianschnitte veröffentlicht worden. Ein tieferes Eindringen in unser Thema ist aber ohne plastische Anschauungen äusserst schwierig." Ich bin in beiden Punkten mit Born durchaus einverstanden, und so bringe ich hier für die in Betracht kommenden Stadien eine, wenn man bedenkt, dass es sich um menschliches Material handelt, selten vollständige Reihe von Entwickelungsstufen und habe meine Untersuchungen zum grossen Theil auf plastische Reconstructionen gegründet. Dass uns nur die ausgiebige Benutzung dieses Hülfsmittels in vielen Fragen unseres Gebietes eine befriedigende Lösung bringen könnte, hatte ich schon 1888 erkannt

und ausgesprochen.[1] Ich habe auch damals schon mit der Herstellung von Modellen nach der Born'schen Plattenmethode begonnen, aber mein Vornehmen, vor allen Dingen eine vollständige Reihe der Entwickelungsstufen menschlicher Embryonen zusammen zu bringen, machte natürlich bei der Schwierigkeit, brauchbares Material aus dieser Periode der Entwickelung zu erhalten, nur sehr langsame Fortschritte. Dass ich überhaupt zu einem Abschluss kam, verdanke ich vor allem Hrn. Geheimrath Prof. His, welcher mir im Herbst 1894 seine ganze kostbare Sammlung für meine Zwecke zur Verfügung stellte und mir sogar gestattete, einige seiner Serien, welche mir für meine Studien besonders werthvoll waren, mit nach Freiburg zu nehmen und hier in aller Musse zu studieren und zu modelliren. Auch an dieser Stelle möchte ich Hrn. Geheimrath Prof. His meinen aufrichtigen Dank für eine so weitgehende Förderung und zugleich für das freundliche Interesse, das er dauernd an meiner Arbeit genommen hat, aussprechen. Mein Dank gebührt ferner allen denen, die mich durch Zusendung von menschlichen Embryonen unterstützten und erfreuten, so Hrn. Geheimrath Prof. Hegar, Prof. Schottelius, Prof. Born, Dr. F. Jacobi, Dr. Bulius, Dr. Eschbacher, Dr. Fränkel, Dr. Martin Jakoby. Ich hoffe, alle diese Herren werden aus dem vorliegenden Aufsatze ersehen, dass das mir anvertraute Material nach besten Kräften ausgenutzt wird. Dass die vorliegende Arbeit, wie alle meine wissenschaftlichen Untersuchungen, durch meinen verehrten Chef Hrn. Hofrath Prof. Wiedersheim in jeder möglichen Weise gefördert wurde, spreche ich gerne immer von neuem dankbar aus, hervorheben muss ich aber noch, dass auch Hr. Geheimrath von Kries durch sein freundliches Entgegenkommen viel zum Gelingen des Unternehmens beigetragen hat, indem er mir die Benutzung seines elektrischen Projectionsapparates gestattete. Nur mit Hülfe dieses Apparates ist es mir möglich gewesen, so grosse Modelle bei starken Vergrösserungen herzustellen, wie sie für meine Untersuchungen erforderlich waren.

Von einer historischen Darstellung und zusammenhängenden kritischen Würdigung der über unser Thema vorhandenen Litteratur sehe ich hier ab und verweise dafür auf das Born'sche Referat in Merkel und Bonnet's Ergebnissen. Natürlich werde ich aber die Litteratur berücksichtigen, wenn es sich darum handelt, eine Entscheidung in noch strittigen Fragen zu treffen, oder wenn ich gezwungen bin, der herrschenden Ansicht oder jüngeren, noch nicht widerlegten Angaben entgegen zu treten.

---

[1] F. Keibel, Die Entwickelungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. *Dies Archiv.* Anat. Abthlg. 1888. S. 425.

Uebersicht über das Material.

Ich will damit beginnen, eine nach dem Alter geordnete Uebersicht über die Embryonen zu geben, welche ich dieser Arbeit zu Grunde lege. Ich bemerke hierbei, dass ich Gelegenheit hatte, mehr als die hier angeführten Embryonen zu studiren, doch schienen mir durch die hier geschilderten Embryonen, die uns interessirenden Entwickelungsvorgänge in den meisten Punkten genügend aufgeklärt. Gerne hätte ich mein Material von Embryonen zwischen 4 und 9 ^{mm} grösste Länge vermehrt, aber gerade in dieser Periode gelang es mir nicht, weitere brauchbare Embryonen aufzutreiben. Ich gebe die nöthigen Notizen über die Embryonen gleich hier im Anfange, damit später die Darstellung der Hauptsachen im Zusammenhange erfolgen kann.

1. Embryo *EB*. (His'sche Sammlung) 3 ^{mm} grösste Länge. His hat über diesen Embryo auf der Naturforscherversammlung zu Wien 1894 kurz berichtet. His sagt dort von ihm: „Derselbe ist absolut normal und ziemlich frisch in meine Hände gelangt, hat 3 ^{mm} Länge und ist bei einer Frau, welche sich genau 14 Tage nach Ausbleiben der Periode ertränkt hat, gefunden worden.“[1] Der Embryo ist mit Karmin gefärbt und in Schnitte von 6·66 μ Dicke zerlegt. Der werthvolle Embryo, über den Hr. Geheimrath His an anderer Stelle genauer berichten wird, entspricht in seinem Habitus etwa dem Embryo 5 der His'schen Normentafel (Embryo *M* der His'schen Sammlung, Körperlänge 2·6 ^{mm}) doch ist das Medullarrohr bei unserem Embryo noch vorn und hinten offen, während dasselbe bei Embryo *M* in ganzer Länge geschlossen ist. Das Alter des Embryo *EB* dürfte hiernach 15—18 Tage betragen.[2] Das Caudalende des Embryo *EB* ist bei 100facher Vergrösserung reconstruirt worden, und zwar zunächst das gesammte Caudalende, dann das Caudalende, nachdem auf der einen Seite alles bis auf Darm, Chorda und Medullarrohr entfernt war, und schliesslich der Darm und die Chorda isolirt.

2. Embryo *Hs*. Jacobi (meine Sammlung) grösste Länge 4·2 ^{mm}. Ueber diesen Embryo ist an anderen Orten von mir mehrfach berichtet worden.[3] Der Embryo wurde bei einem spontanen Abort ausgestossen.

---

[1] His, Besprechung eines jüngeren menschlichen Embryos. *Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte in Wien.* 1894. Sitz. der medicin. Abtheilung. S. 364.

[2] Die Altersangaben sind alle mit Hülfe der His'schen Normentafeln gemacht; es handelt sich natürlich nur um Schätzungen.

[3] F. Keibel, Zur Entwickelungsgeschichte der menschlichen Placenta. *Anatom. Anzeiger.* 1889. S. 537. — Zur Entwickelungsgeschichte der Harnblase. *Ebenda.* 1891. S. 186. — Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. *Ebenda.* 1891. S. 670. — Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. *Dies Archiv.* 1891. S. 369. — Ueber die Entwickelung von Harnblase, Harnröhre und Damm beim Menschen. *Anatomische Verhandlungen zu Basel.* 1895.

Er wurde in allmählich verstärktem Alkohol conservirt. Der Embryo entspricht etwa dem Embryo 7 auf der His'schen Normentafel (*α* der His'chen Sammlung). Von diesem Embryo habe ich zwei Plattenmodelle der uns interessirenden Gegenden angefertigt. Zunächst ein Modell bei 50facher Vergrösserung, in dem Medullarrohr, Chorda, Darm, Cloake und Allantoisgang von der rechten Seite frei gelegt waren, dann ein Modell, das die Cloake und den Allantoisgang bei 200facher Vergrösserung zeigt. Ich schätze das Alter des Embryo auf 23 Tage.

3. Embryo *H. s. for.* meiner Sammlung über den auch bereits mehrfach berichtet worden ist.[1]

Der Embryo mass fixirt und gehärtet 6 bis 6·5 mm grösste Länge. (Wenn eine mittelst des His'chen Embryographen entworfene Zeichnung in den Maassen richtig ist, hatte er frisch 8 mm gemessen). Er wurde dem Uterus einer Ermordeten bei der Section, die noch nicht 24 Stunden nach dem Tode statt hatte, entnommen. Diese Verhältnisse geben dem Embryo *H. s. for.*, ebenso wie dem His'schen Embryo *EB*, einen besonderen Werth, weil wir bei diesen Embryonen wohl ganz sicher sind, dass es sich um völlig normale Embryonen handelt, während bei Aborten, selbst wenn der Embryo gut erscheint, doch immer pathologische Verhältnisse vorliegen und es sich schwer beweisen lässt, dass der Embryo von den pathologischen Vorgängen ganz unberührt geblieben ist. Der Embryo *H. s. for.* wurde mit Müller'scher Flüssigkeit gehärtet und mit Alaun-Karmin gefärbt. Er entspricht der äusseren Entwickelung nach einem Zwischenstadium zwischen den Figg. 8 (Embryo *R* der His'schen Sammlung) und 9 (Embryo *A* der His'schen Sammlung) der Normentafel. In seiner inneren Entwickelung steht er den Embryonen *A* und *B* von His nahe. Es wurde von dem Embryo *H. s. for.* ein Modell, welches Medullarrohr, Chorda, Darm und Cloake von der Seite zeigt, hergestellt und ausserdem die Cloake und die angrenzenden Theile des Darmes und der Allantois von aussen und innen bei einer 200fachen Vergrösserung modellirt. Ich schätze das Alter des Embryo *H. s. for.* auf 25 bis 27 Tage.

4. Der Embryo *Ru* der His'schen Sammlung ist auf der Normentafel als Fig. 12 wiedergegeben worden. Er fand auch in der Petersen'schen Arbeit Berücksichtigung.[2] Die Nackenlinie dieses Embryo mass 9·1 mm, sein Alter beträgt nach His etwa 30 Tage.

---

[1] F. Keibel, Zur Entwickelungsgeschichte der Harnblase. *Anatomischer Anz.* 1891. S. 186. — Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. *Ebenda.* 1891. S. 670. — Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. *Dies Archiv.* 1891. S. 369. — Ueber die Entwickelung von Harnblase, Harnröhre und Damm beim Menschen. *Anatomische Verhandlungen zu Basel.* 1895.

[2] Untersuchungen zur Entwickelung des menschlichen Beckens. *Dies Archiv*, Anat. Abtheil. 1893. S. 67.

5. Der Embryo *H. s. Bul.* 1 meiner Sammlung Nl. 11·5 mm. Der Embryo[1] ist von mir schon mehrfach berücksichtigt. Er ist in meinem Aufsatz abgebildet.[2] Der Embryo war in 4 procent. Salpetersäure fixirt worden. Er steht in seiner ganzen Entwickelung zwischen Fig. 15 (Embryo *Rg* der His'schen Sammlung) und Fig. 16 (Embryo *S* der His'schen Sammlung) der Normentafel; demnach dürfte das Alter des Embryo *H. s. Bul.* 1 32 bis 33 Tage betragen.

6. Embryo *S* der His'schen Sammlung auf der Normentafel als Fig. 16 dargestellt, hat eine Nl. von 12·6 mm. Zu vergleichen ist über ihn auch His, Menschl. Embryonen II, 9 und Petersen a. a. O. Sein Alter beträgt etwa 33 Tage.

7. Embryo *CR* der His'schen Sammlung hat 13·6 Nl. Er ist als Fig. 19 der Normentafel und Taf. XIV, Fig. 4 im His'schen Embryonenwerk dargestellt; sein Alter dürfte 35 bis 36 Tage sein.

8. Embryo *Hg* der His'schen Sammlung hatte eine Nl. von 14 mm; er ist in Schnitte von $^{1}/_{150}$ mm zerlegt. Er dürfte wohl zwischen die in den Figg. 19 (Embryo *CR*) und 20 (Embryo *Dr*) dargestellten Embryonen der Normentafel einzureihen sein; sein Alter würde demnach 36 bis 37 Tage betragen. Von diesem Embryo wurde eine Reconstruction des Caudalendes bei 50facher Vergrösserung vorgenommen und nach Möglichkeit die Anlagen von Medullarrohr, Chorda, Darm, Blase, Allantoisgang, Wolff'schen und Nierengängen freigelegt. Die Einmündungen der Wolff'schen Gänge und der Ureteren wurden ausserdem in einem Detailmodell bei 150facher Vergrösserung ausgearbeitet.

9. Der Embryo *Ob.* His hat eine Nl. von 15·8 mm. Er entspricht in seiner Entwickelung etwa dem als Fig. 21 der Normentafel dargestellten Embryo *S* 2 (Nl 15.5 a. a. O., Heft II, S. 96), doch ist der Kopf auffallend grösser. Der Embryo ist sagittal geschnitten. Die Schnittdicke beträgt 10 μ. Das Geschlecht des Embryo ist, nach dem histologischen Bau der Keimdrüse bestimmt, männlich, sein Alter dürfte 39 bis 40 Tage betragen.

10. Der Embryo *H. s. Brn* 1 meiner Sammlung hat eine Nl. von 17 mm. Seine Steiss-Scheitellänge beträgt 20 mm; er steht zwischen den in Fig. 22 und 23 dargestellten Embryonen der Normentafel; sein Geschlecht ist, nach

[1] F. Keibel, Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. *Anat. Anzeiger* 1891. S. 670.

— Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. *Dies Archiv.* 1891. S. 369.

— Ueber die Entwickelung von Harnblase, Harnröhre und Damm beim Menschen. *Anatomische Verhandlungen zu Basel.* 1895.

[2] Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. *Dies Archiv.* Anat. Abthlg. 1891. Taf. XIX. Fig. 13*a*.

der Keimdrüse bestimmt, weiblich. Der Embryo wurde von Hrn. Prof. Born, welchem ich ihn verdanke, in Sublimat fixirt. Nach dem Caudalende des Embryo wurde eine Plattenreconstruction bei 25facher Vergrösserung gemacht. Der Embryo wurde von mir früher bereits berücksichtigt.[1] Das Alter des Embryo *H. s. Brn.* 1 dürfte 45 bis 47 Tage betragen.

11. Der Embryo *FM* der His'schen Sammlung hat eine Nackenlinie von 17·5 mm (nach den Sagittalschnitten bestimmt); er ist männlichen Geschlechts. Der Embryo wird in seiner Gesammtentwickelung etwa dem als Fig. 23 der Normentafel abgebildeten Embryo *Ltz* der His'schen Sammlung entsprechen; demnach dürfte er 47 bis 51 Tage zählen.

12. Der Embryo *Zw* der His'schen Sammlung hat eine Nl. von 18·5 mm und ist als Fig. 24 der Normentafel dargestellt. Sein Geschlecht ist männlich; sein Alter schätzt His auf 52 bis 54 Tage.

13. Der Embryo *Lo* der His'schen Sammlung hat 25 mm Nl, 29 mm St. Schl., er ist etwas weiter entwickelt als der Embryo, der in Fig. 25 der Normentafel dargestellt ist. Seine Keimdrüse ist weiblich. Das Becken dieses Embryo wurde von Petersen reconstruirt und abgebildet. Taf. VIII, Fig. 20, 21, 22. In Fig. 20 ist offenbar durch einen Lapsus calami der Ureter als Wolff'scher Gang bezeichnet worden. Das Caudalende des Embryo *Lo* wurde bei 40facher Vergrösserung reconstruirt und in dieser Reconstruction der Darm und der Urogenitalapparat möglichst herausgearbeitet. Das Verhalten der Ureteren, der Müller'schen und Wolff'schen Gänge zu einander und zum Sinus urogenitalis wurde durch drei weitere Constructionen bei einer Vergrösserung von 120 klar gelegt. Das Alter des Embryo *Lo* dürfte $8^1/_2$ bis 9 Wochen betragen.

I. Beschreibung der Ableitungswege des Urogenitalapparates bei den einzelnen Embryonen.

Ich beginne mit einer Beschreibung der Ableitungswege des Urogenitalapparates bei einzelnen Embryonen, damit es jederzeit möglich ist, die Correlation der Entwickelung klar zu legen. Später sollen dann die zusammengehörenden Entwickelungsvorgänge in besonderen Abschnitten besprochen werden.

---

[1] F. Keibel, Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. *Dies Archiv.* Anat. Abthlg. 1891.

— Ueber die Entwickelung von Harnblase, Harnröhre und Damm beim Menschen. *Anatomische Verhandlungen zu Basel.* 1895.

1. Embryo *EB* der His'schen Sammlung (grösste Länge 3 mm, Alter 15 bis 18 Tage).

Die Verhältnisse der Cloake, des Darmes und des Allantoisganges überbliekt man am besten an der Taf. III, Fig. 1. Diese Abbildung, welche das Caudalende des Embryo *EB* bei 50facher Vergrösserung darstellt, ist nicht direct nach dem bei 100facher Vergrösserung ausgeführten Plattenmodelle entworfen, sondern nach einem Wachsmodell, das Hr. Friedrich Ziegler nach dem Plattenmodell gearbeitet hat. So brauchten auf der Zeichnung die Treppen des Plattenmodells und sonstige kleine Unregelmässigkeiten nicht wiedergegeben zu werden. Von der Natur weicht das Modell darin ab, dass die geringe, in diesem Stadium schon vorhandene Axendrehung des Embryo nicht berücksichtigt wurde, ferner darin, dass die Anastomose der beiden Art. umbilicales, welche im Modell zur Anschauung kommt, ein wenig abwärts gerückt ist. Auch die Stellung des Modells, wie sie die Zeichnung giebt, ist eine willkürliche. Das Caudalende ist in einer Stellung gedacht, welche es bei einem Erwachsenen oder bei einem älteren Embryo in aufrechter Stellung einnehmen würde. Dasselbe gilt für alle derartigen hier wiedergegebenen Zeichnungen. Um sich eine Vorstellung zu machen, wie das Caudalende des Embryo *EB* zum ganzen Embryo liegt, vergleiche man die Abbildungen, welche His von seinem Embryo *M* gegeben hat.[1] Das dargestellte Modell zeigt das Medullarrohr, die Chorda, die Cloake, den Darm und den Allantoisgang von der linken Seite her frei gelegt. Die Zeichnung zeigt das Modell schräg von links vorn und etwas von oben. Wir sehen, dass die Cloake ausserordentlich gross ist. Von oben mündet ventral der Allantoisgang, dorsal der Darm. Auch caudal hat die Cloake einen kleinen Fortsatz, den beginnenden Schwanzdarm; sein kleines Lumen ist als der letzte Rest des Can. neurentericus aufzufassen; es folgt alsbald die Verschmelzung des Darmes, der Chorda und des, hier noch offenen, Medullarrohres. Diese Verschmelzungsstelle ist im Modell mit Absicht zugedeckt worden. Die Wolff'schen Gänge haben die Cloake noch nicht erreicht; doch sind sie ebenso, wie die Urnieren angelegt. Man sieht diese Organe am oberen Grenzschnitt des Modells, wenn hier auch natürlich die perspectivische Verkürzung hinderlich ist. Besser erkennt man Urniere und Wolff'sche Gänge an den dargestellten Schnitten Taf. VI, (Fig. 18 bis 46). Sehr ausgedehnt ist die Aftermembran; dieselbe ist nicht nur lang, sondern auch verhältnissmässig breit, besonders am caudalen Ende. Hier ist die Cloakenmembran auch in

---

[1] *Anatomie menschlicher Embryonen.* Taf. I 5 und Taf I* 5, dann Taf. VII, $M_1 - M_8$.

ganz eigenthümlicher Weise vorgebuchtet, wie das die nach einem Plattenmodell entworfene Zeichnung Fig. 2, die Schnitte und auch die Profilconstruction zeigen. Deutlich sieht man am Modell, dass die Cloakenmembran nicht so lang ist, als die Cloake, sondern dass sich die Cloake noch eine ganze Strecke weiter cranial ausdehnt, als die Cloakenmembran. Wir finden auf dieser Strecke deutlich Mesoderm zwischen Ectoderm und der ventralen Cloakenwand, wie sich ja das auch aus den Schnitten Taf. VI, Fig. 30 bis 33 und aus der Profilconstruction Taf. V, Fig. 12 ergiebt. Im oberen, cranialen Gebiet der Aftermembran finden wir sie jederseits durch einen kräftigen Wulst eingefasst, der unmerklich in die seitliche Körperwand übergeht, caudal sich aber deutlich abgrenzt. Nach oben gehen beide Wülste cranial von der Cloakenmembran in einander über; beide Wülste begrenzen natürlich eine nach oben cranial abgeschlossene, nach unten (caudal) offene Rinne. Erst caudal von dieser Rinne wulstet sich die Aftermembran in der schon geschilderten Weise kräftig hervor. Die Gestalt des Darmes und der Cloake wird dorsal durch die Chorda beeinflusst, welche besonders in der Cloake die dorsale Wand stark vorbuchtet. (Taf. VI, 28—34). Wir sehen dann den Darm in dorso-ventraler Richtung weit ausgedehnt und erkennen an seinen lateralen Wänden Furchen, welche sich auf die Cloake fortsetzen und über die oberen zwei Drittel der Cloake zu verfolgen sind. Dort wo diese Furchen aufhören, ladet die Cloake nach beiden Seiten stark aus, so dass die Cloake hier einen beträchtlichen transversalen Durchmesser hat. Die eben beschriebene Erweiterung ist jedoch nur kurz, der transversale Durchmesser nimmt schnell ab und ebenso jetzt der dorsoventrale, so dass der Uebergang von der Cloake in die eben angedeutete Schwanzdarmanlage, recht unvermittelt erfolgt. Von der Cloake ist sonst noch hervorzuheben, dass ventral von der eben genauer beschriebenen Furche ihr Durchmesser sich in transversaler Richtung schnell bedeutend erweitert, während nach der ventralen Seite dann eine ganz allmähliche Verengerung statt hat, so dass die rechte und linke Wand der Cloake unter recht spitzem Winkel in einander übergehen. Von dem Sattel zwischen Allantois und Darm geht eine breite, aber sehr seichte Furche in dorso-caudaler Richtung ab; doch erreicht diese Furche die vorher am Darm und an der Cloakenwand beschriebenen lateralen Längsfurchen nicht, sondern verliert sich gegen die ventral von diesen Längsfurchen gelegene transversale Erweiterung der Cloake. Von cranial her sehen wir, wie sich zwischen Allantoisgang und Darm das Coelom einschiebt.

Bevor wir die Beschreibung des Modells verlassen, sei noch nebenbei auf den Bauchstiel hingewiesen, und darauf, dass das Ectoderm auf die der Aftermembran zugewandte Seite des Bauchstieles unmittelbar übergeht

und die Schwanzfalte des Amnion sich erst vom Bauchstiel aus erhebt; doch ist gerade bei diesem Embryo nur eine kurze Strecke des Bauchstiels vom Ectoderm überzogen.

Die Profilconstruction Taf. V, Fig. 12 erscheint mir als eine gute Ergänzung der Zeichnung nach dem Modell und ist auch deswegen von besonderem Werthe, weil es mit ihrer Hülfe möglich ist, den Schnittbildern ihre genaue Stelle zu geben. Ferner gestattet sie, da die Axendrehung des Embryo gering ist, eine ziemlich genaue Bestimmung der Maasse in der medianen Sagittalebene des Embryo, während entsprechende transversale und dorsoventrale Maasse leicht den Schnitten entnommen werden können. Das Dorsalprofil der Reconstruction ist einer Profilreconstruction des ganzen Embryo entnommen, welche mir Hr. Prof. His freundlichst zum Studium überliess. Aus dieser Reconstruction sind auch die Urwirbel übertragen; dieselben sollen jedoch nicht als definitiv festgestellt gelten. Im übrigen ist die Reconstruction nach von mir entworfenen Zeichnungen hergestellt. Ich mache bei der Profilconstruction aufmerksam auf das caudal noch offene Medullarrohr und auf das nach dem Schwanzende eintretende Verschmelzen der Anlage von Medullarrohr, Chorda und Darm. Es kommt ferner das Lumen von Darm, Cloake, Schwanzdarm und Allantoisgang in ihrem gegenseitigen Verhalten gut zur Anschauung, natürlich nur soweit die Anlagen dieser Organe in der medianen Sagittalebene liegen; doch kann man die nöthigen Ergänzungen leicht an den Schnittbildern ablesen. Einige Eigenthümlichkeiten der Darmwand kommen an der Profilreconstruction auch ganz gut zur Anschauung. Im grössten Theil der dorsalen Medianlinie des Darmes und der Cloake haben wir ein niedriges Epithel, das erst ganz caudal höher wird. Ventral ist das Epithel wesentlich höher, besonders aber im Gebiet der Cloakenmembran und weiter caudal. Die plötzliche Verengerung der Cloake und ihr Uebergang in den noch sehr kleinen Schwanzdarm tritt deutlich hervor. Die Ausdehnung der Cloakenmembran ist nach der Reconstruction, womit natürlich das Maass des Modelles, das ja auch von der Axendrehung absieht, übereinstimmt, bei 100facher Vergrösserung 26 ^{mm}, in der wiedergegebenen 50fachen Vergrösserung also 13 ^{mm} und in natürlicher Grösse 0·26 ^{mm}. Wir sehen caudal die beschriebene Vorwölbung der Cloakenmembran. Wir sehen ferner wie die Cloakenmembran aus Entoderm und Ectoderm besteht. Die Betheiligung beider Keimblätter ist jedoch eine recht ungleiche, das Ectoderm ist sehr dünn, während das Entoderm eine recht dicke Zellmasse bildet. Neben dem oberen Theil der Aftermembran und noch weiter cranial bis zur Wurzel des Bauchstieles ist der Contour des Wulstes gekennzeichnet, der rechts wie links neben dem oberen Theil der Cloakenmembran bereits oben beschrieben wurde, Verhältnisse, über die auch Taf. III, Fig. 2 Aufklärung giebt. In die Profil-

reconstruction ist dann ferner noch eingetragen die Ausdehnung des Coeloms, und zwar ist das Coelom in der Ausdehnung, in welcher es von der Ebene der Reconstruction, der medianen Sagittalebene geschnitten wird, in tiefblauem Tone wiedergegeben, während die laterale Ausdehnung des Coeloms mattblau eingetragen ist. Es ist nicht uninteressant zu sehen, wie hier das Coelom bis an den oberen Rand der Cloakenmembran, ja ein klein wenig in das Gebiet dieser Membran hineinreicht.

Wir kommen jetzt zur Besprechung der Skizzen nach Durchschnitten, von denen ich auch eine Anzahl wiedergebe. Ich ordne dieselben in craniocaudaler Richtung an. Die Stellen, welche den Schnitten entsprechen, sind zum Theil in der Profilreconstruction angemerkt und die Lage derjenigen Schnitte, bei denen das nicht der Fall ist, ist leicht durch Interpolation zu finden. Bei dem allgemeinen Interesse, welches der Embryo *EB* verdient, bin ich in der Auswahl der Schnitte nicht zu sparsam verfahren. Taf. VI, Fig. 18, der am meisten cranial gelegene Schnitt, welchen ich abbilde, ist der 127. Schnitt vom caudalen Ende. (Schnittdicke 6·66 μ). Er liegt noch weiter cranial als die obere Grenze des Modells (Fig. 1, Taf. III). Der Schnitt ist beim Schneiden stark zusammengeschoben. Der Bauchstiel ist eben angeschnitten, das embryonale Coelom steht noch mit dem ausserembryonalen Coelom rechts vom Bauchstiel in Verbindung. Im Bauchstiel bemerkt man die angeschnittene rechte Arteria umbilicalis, weiter links die Vena umbilicalis dextra und weiter in der seitlichen Körperwand ist dasselbe Gefäss nochmals getroffen. Das Amnion inserirt rechts am ventralen Ende des Durchschnitts durch die Vena umbilicalis dextra, links ist das Amnion ganz kurz an der Wurzel abgerissen, auch hier finden wir an dieser Stelle die Vena umbilicalis. Beiderseits neben den Urwirbeln sehen wir die Anlagen der Urnieren, und dorsal von ihnen, dem Ectoderm eng anliegend, die Wolff'schen Gänge, von denen der linke unmittelbar vor seinem Ende steht. Neben dem dorsalen Theil des Darmes findet man an jeder Seite eine Aorta; dorsal vom Darm liegt dem Darm die Chorda unmittelbar an und wölbt die Darmwand vor. In diesem kleinen Bezirk ist das Entoderm etwas dicker, sonst ist es im ganzen dorsalen Bezirk des Darmes ausserordentlich dünn, wogegen es im ventralen Bezirk der Darmwand eine beträchtliche Dicke erreicht.

Den sechs Schnitte weiter caudal gelegenen Schnitt giebt Taf. VI, Fig. 19. Es ist dies der oberste Schnitt des Modelles. Das embryonale Coelom ist in diesem Schnitt gegen das ausserembryonale Coelom abgeschlossen, weil der Bauchstiel auch den Anschluss an die linke Leibeswand des Embryo gewonnen hat. Im Bauchstiel sehen wir den Allantoisgang und rechts und links davon die Arteriae umbilicales. Der Bogen, den die Arteria umbilicalis dextra bildet, ist im vorliegenden Schnitt nur eben angeschnitten,

während die linke Umbilicalarterie voll getroffen ist. Ventral sehen wir beide Umbilicalarterien durch eine weite Anastomose verbunden, die im Modell dargestellt, aber etwas abwärts gerückt ist. Die Venae umbilicales finden wir wieder an den Amnionwurzeln, und zwar sieht man bereits deutlich, wie die linke Vena umbilicalis der rechten an Grösse überlegen ist; rechts ist das Amnion dicht über seiner Wurzel abgerissen. Im eigentlichen Körper des Embryo finden wir im wesentlichen dieselben Verhältnisse, wie sie in Fig. 18 beschrieben sind; nur ist dieser Schnitt in jeder Beziehung tadellos, während der vorher beschriebene in der Richtung von rechts nach links zusammengeschoben war. Die wesentlichste Aenderung im Schnittbilde ist die, dass sich der linke Wolff'sche Gang nicht mehr nachweisen lässt.

Nur drei Schnitte weiter caudal liegt der in Taf. VI, Fig. 20 dargestellte Schnitt. Wir finden hier im Wesentlichen noch die gleichen Verhältnisse, wie in Fig. 19 auf Taf. VI. Zwei Schnitte weiter caudal liegt dann der Schnitt, den Fig. 21, Taf. VI wiedergiebt. Wir sehen hier das Ende des rechten Wolff'schen Ganges im Ectoderm, womit natürlich nicht gesagt ist, dass der Wolff'sche Gang auf Kosten des Ectoderms weiter wächst, wie aus ähnlichen Bildern bei Säugern und Selachiern mit und ohne Zuhülfenahme von Kerntheilungen gefolgert worden ist. Das Coelom der rechten und linken Körperseite ist nur eben noch in Verbindung. An dieser Stelle zeigt die Fig. 22, Taf. VI (fünf Schnitte weiter) bereits eine Mesodermbrücke, welche das Coelom in der Medianebene trennt. Der Allantoisgang ist jetzt zweimal getroffen, während vom Wolff'schen Gang auch rechts keine Spur mehr vorhanden ist. Dagegen finden wir rechts wie links die Anlage der Urniere noch deutlich. Dass die in den Figg. 21 und 22, Taf. VI dargestellten Schnitte an der rechten Seite Spuren einer Verletzung tragen, darauf braucht kaum noch besonders hingewiesen zu werden. Die Fortsetzung derselben Verletzung zeigt auch noch der in Fig. 22, Taf. VI zur Darstellung gekommene Schnitt, der sechs Schnitte weiter caudal liegt. Wir sehen auf dieser Figur, dass der Bauchstiel nur eben noch mit der ventralen Seite des Embryo zusammenhängt; wie er im Begriff steht, sich abzugliedern. Die Brücke, welche die rechte und die linke Hälfte des Coeloms trennt, ist breiter geworden, die Urnierenanlagen sind noch zu erkennen. Fig. 24, Taf. VI, welche den dritten Schnitt weiter caudal darstellt, zeigt den Bauchstiel frei, wir sehen, wie das Amnion vom Bauchstiel ausgeht und von ihm aus den Embryonalkörper umhüllt. Im Bauchstiel findet sich hier wieder eine Anastomose zwischen den beiden Arteriae umbilicales; dagegen finden wir zwei Venenlumina, die nicht miteinander zusammenhängen. Im Embryo sehen wir den Zusammenhang von Darm und Allantoisgang. (Fig. 25, Taf. VI).

Der sechste Schnitt weiter caudal zeigt im Bauchstiel zur Abwechselung eine Anastomose zwischen den beiden Venen, während die Arterien unabhängig zur Geltung kommen. Sonst zeigt der Bauchstiel dieselben Verhältnisse, wie auf Fig. 24, Taf. VI. Im Embryonalkörper ist der Darm sehr auffallend. Die Ausdehnung des Darmrohres, es handelt sich hier um die (entodermale) Cloake, in der sagittalen Richtung ist sehr gross. Dorsal zeigt sich das Entoderm durch die etwas mächtiger werdende Chorda vorgebuchtet; das Entoderm dieser hinteren Wand ist dünn; ebenso das Entoderm im dorsalen Theil der lateralen Wände. Ganz im Gegensatz dazu ist das Entoderm des ventralen Cloakentheiles hoch. Ventral laufen die beiden lateralen Wände unter ziemlich spitzem Winkel zusammen. Der Spitze dieses Winkels entspricht an der ventralen Seite der Körperoberfläche eine ganz seichte, eben kenntliche Furche, durch den Beginn jener Rinne bedingt, die weiter unten, wie wir bei Besprechung des Modelles und der Profilconstruction erfahren haben, den cranialen Theil der Cloakenmembran umfasst. Fig. 26, Taf. VI zeigt einen Schnitt der beträchtlich weiter, (15 Schnitte) caudal liegt. Nur noch ein kleiner Theil des Bauchstieles ist vom Amnion überzogen. Die von zwei Wülsten begrenzte Furche an der ventralen Seite des Embryo ist wesentlich vertieft und das Ectoderm in ihrem Grund ist etwas verdickt. Sowohl die Gestalt, wie das Epithel des Cloakendurchschnittes hat sich wesentlich verändert, doch ist es möglich, dass die Gestalt des Entodermrohres nicht ganz die natürliche ist. Ich habe wenigstens den Verdacht, dass hier die dorsalen Theile der lateralen Wände einige Veränderungen in ihrer Lage erlitten haben; für die ventralen Theile dieser Wände und die durch die Chorda leicht vorgetriebene dorsale Wand erscheint das ausgeschlossen. Was das Entoderm anlangt, so ist dasselbe zu beiden Seiten der durch die Chorda bedingten Vorwölbung etwas verdickt und ebenso erscheint es ganz ventral verdickt, sonst ist es mehr gleichmässig und kein derartiger Unterschied vorhanden, wie er einem auf Fig. 25, Taf. VI sofort in die Augen fällt; selbst die Verdickung des Entoderms an der ventralen Spitze der Cloake fehlt übrigens an den Schnitten zuvor und ist wohl mit dadurch bedingt, das die Entodermwand auf dem Schnitte etwas schräg getroffen ist. Die ventrale Wand der Cloake hat sich jetzt dem Entoderm ausserordentlich genähert. Wir sind nicht mehr weit von der cranialen Grenze der Cloakenmembran entfernt. Anlagen von Urnieren sind nicht mehr nachzuweisen. Sehr ähnliche Verhältnisse zeigt der in Fig. 27, Taf. VI wiedergegebene Schnitt, der drei Schnitte weiter caudal liegt. Die Furche an der ventralen Seite des Embryonalkörpers ist tiefer geworden und die seitlichen Wülste entsprechend höher. Der Schnitt, welcher in Fig. 28, Taf. VI dargestellt ist (sechs Schnitte weiter caudal) geht bereits durch die Cloakenmembran. Den Durchschnitt

der Cloake im Einzelnen zu schildern, darauf verzichte ich, da nach dem schon bei früheren Schnitten Gesagten ein Blick auf die Figur das Wesentliche erkennen lässt. Im dorsalen Theil der Cloake mag wiederum die Epithelauskleidung der Cloake nicht ganz in ihrer richtigen Lage sich befinden. Der Bauchstiel ist hier weggelassen. Dagegen ist er noch einmal in Fig. 29, Taf. VI dargestellt, um zu zeigen, dass er jetzt in keiner Beziehung mehr zum Amnion steht. Fig. 29. Taf. VI liegt nur zwei Schnitte weiter caudal als Fig. 28, Taf. VI und stellt den 70. Schnitt (vom Caudalende des Embryo aus gerechnet) dar. Die Aftermembran liegt in einer tiefen Furche und ist nicht vorgewölbt. Das ändert sich etwas weiter caudal. Schon vier Schnitte weiter Fig. 30, Taf. VI sehen wir die Furche bedeutend abgeflacht und die in ihrem Grunde gelegene Aftermembran vorgewölbt. Die Entodermalauskleidung der Cloake ist im Allgemeinen, besonders aber im ventralen Bezirk höher geworden. Es gilt dies vor allem für das Gebiet der Aftermembran selbst, wo man fast den Eindruck hat, als wäre dieses Dickerwerden des Entoderms noch dadurch gesteigert, dass sich die beiden lateralen Entodermplatten eine Strecke weit an einander gelegt haben und mit einander verschmolzen sind. Jedenfalls liegen dieselben eine ganze Strecke weit dicht an einander. —

Ausserdem ist bei Fig. 30, Taf. VI hervorzuheben, dass das Coelom auf der linken Seite der Figur aufgehört hat, während es rechts noch vorhanden ist, freilich steht es auch auf der rechten Seite unmittelbar vor seinem caudalen Ende. Neun Schnitte weiter caudal Fig. 31, Taf. VI ist das Coelom auf beiden Seiten geschwunden. Die Furche an der ventralen Seite des Embryo hat aufgehört, die Cloakenmembran ist stark vorgewölbt. Sehr wesentlich ist die Verdickung des Entoderms im Bereich der Cloakenmembran und überhaupt im ventralen Cloakenbezirk. Die beiden Wände der Cloake laufen in diesem Bezirk nahezu parallel und lassen nur einen schmalen Spalt zwischen sich frei, während weiter caudal das Innere der Cloake sich kräftig auszuweiten beginnt. Aehnlich liegen die Dinge drei Schnitte weiter caudal Fig. 32, Taf. VI. In Fig. 33, Taf. VI haben wir wieder einige nicht unwesentliche Aenderungen zu bemerken (es handelt sich um dem Schnitt 45 vom caudalen Ende des Embryo aus gerechnet, derselbe ist neun Schnitte weiter caudal gelegen als der in Fig. 32, Taf. VI abgebildete Schnitt). Auch im dorsalen Bezirk der Cloake ist das Entoderm ziemlich dick, die Chorda ist wie in das Entoderm eingekeilt. Der transversale Durchmesser des Embryonalkörpers hat wesentlich abgenommen, wir stehen am Ende der Aftermembran, im Gebiete ihrer stärksten Vorwölbung, wie uns ein Blick auf die Profilreconstruction alsbald lehrt. Von den Schnitten Fig. 34 bis 36, Taf. VI (Schnitt 42, 36, 33 vom Caudalende des Embryo gerechnet) liegt Fig. 35, Taf. VI unmittelbar caudal von der Aftermembran;

wir sehen, wie sich das Lumen der Cloake hier beim Uebergang zum Schwanzdarm sowohl in transversaler als in sagittaler Richtung schnell verringert. Sehr interessant ist die darum auch in histologischer Hinsicht etwas weiter ausgeführte Fig. 37, Taf. VI (Schnitt 30 vom Caudalende gerechnet). In Fig. 37 ist das Darmlumen sehr gering, nur auf dem nächsten Schnitt finden wir übrigens überhaupt noch Andeutungen von demselben. Die Wand des Darmrohres ist ferner nicht mehr überall scharf gegen das umgebende Mesoderm abgegrenzt. Bei der Chorda fallen uns einige kleine Lücken in ihrem Inneren auf, es ist ferner hervorzuheben, dass die Chorda nicht scharf gegen das Medullarrohr abgegrenzt ist. Im Medullarrohr selbst ist die Andeutung eines Medullarspaltes zu erkennen. Ich habe an anderer Stelle[1] auszuführen gesucht, wie diese sich an der ventralen Wand des Medullarrohres in diesen Stadien von Säugern findende Bildung auf die Aufnahme von Primitivstreifengebiet in den Körper des Embryo hindeutet. Ausser dem Medullarspalt wird ein Primitivstreifenrest in Fig. 38, Taf. VI auch auf der ventralen Seite der Figur deutlich. Die Figg. 39 bis 46, Taf. VI stellen die Schnitte 21, 16, 15, 12, 9, 6, 3, 2 vom caudalen Ende des Embryo gerechnet, dar. Man erkennt, wie Chorda und Darmanlage allmählich verschwinden; das Medullarrohr öffnet sich und wird dadurch zur Medullarrinne. Die ventrale Wand des Medullarrohres, bezw. der Boden der Medullarrinne, verliert in immer grösserer Ausdehnung die Abgrenzung gegen das Mesoderm; an der ventralen Seite des Embryonalkörpers erkennt man mehr oder weniger deutliche Reste des Primitivstreifens.

In Figg. 45 und 46, Taf. VI ist auch das Amnion mit gezeichnet, das hier den Embryo dicht umhüllt.

2. Embryo *H. s. J.* meiner Sammlung (grösste Länge 4·2 mm, etwa wie Fig. 7 der Normentafel; Alter annähernd 23 Tage).

Der Embryo *H. s. J.* trägt sein Schwanzende nach der rechten Seite, nicht, wie der etwa gleich alte, etwas weiter entwickelte Embryo *α* der His'schen Sammlung links. Der His'sche Embryo *α* ist nun in der Ziegler'schen Serie menschlicher Embryonen als No. 6 veröffentlicht, und man kann sich an diesem Wachsmodelle die Lage, welche das hier allein dargestellte Caudalende des Embryo einnimmt, sehr gut klar machen, nur stört die abweichende Lage des Schwanzes. Ich habe es unter diesen Umständen für gerathen gehalten Modelle und Reconstructionen so anzufertigen, als wenn mein Embryo die gleiche Drehung hätte als der His'sche und gehe auch bei der folgenden Schilderung von dieser Voraussetzung aus.

[1] Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines, II. Schwalbe's *morphol. Arbeiten*. 1895.

Wir haben also eigentlich genau das Spiegelbild des dargestellten Verhaltens.

Um die Verhältnisse bei dem Embryo *H. s. J.* zu überblicken, eignet sich weniger die nach dem Ziegler'schen Modell gegebene Fig. 3*a*, Taf. III, als die Fig. 3*b*, Taf. IV, die nach einem bei 50facher Vergrösserung entworfenen Plattenmodell angefertigt ist. Ich hatte in diesem Plattenmodell den Darm und die Cloake zunächst von der rechten Seite dargestellt, und es kommt so bei der nicht unbeträchtlichen Axendrehung des Embryo die Cloakenmembran bei derselben Ansicht zugleich mit Darm und Cloake zur Geltung.

Dies ist der Grund, aus welchem ich hier zunächst die Abbildung dieses Plattenmodelles und nicht die Abbildung des von Hrn. Ziegler gefertigten Wachsmodelles in das Auge fasse. Ich gebe aber auch eine Abbildung des Wachsmodells, weil die anderen Figuren Ansichten von links her darstellen und ein Fehlen dieser Ansicht bei unserem Stadium eine störende Lücke in der Reihe der Abbildungen geben würde. Aus dem gleichen Grunde habe ich das Wachsmodell mit von links her freigelegtem Darm und Cloake herstellen lassen. Da man das Modell beliebig in der Hand wenden und von allen Seiten betrachten kann, so ist es am Modell natürlich auch möglich, sich über die Ausdehnung der Cloakenmembran Klarheit zu verschaffen. Betrachten wir die Abbildung Fig. 3*b*, Taf. IV, so fällt uns die Ausdehnung der Cloake auf und ebenso die Länge der Cloakenmembran. Die Cloakenmembran liegt mit ihrem cranialen Theil in einer sehr flachen Rinne, die sich nach der caudalen Seite ganz verliert. Die Länge der Cloakenmembran beträgt an dem bei 50facher Vergrösserung gearbeiteten Modell 23 ^{mm}, in natürlicher Grösse also 0·46. Da die Axendrehung des Embryo nicht ganz unbedeutend ist, kann nur die Messung am Modell, an dem die Axendrehung auch zum Ausdruck kommt, richtige Resultate geben, nicht die Messung an der Profilconstruction.[1] Der Schwanzdarm, in welchen sich die Cloake caudal fortsetzt, ist bei Embryo *H. s. J.* ziemlich beträchtlich entwickelt; am caudalen Ende des Embryo haben wir

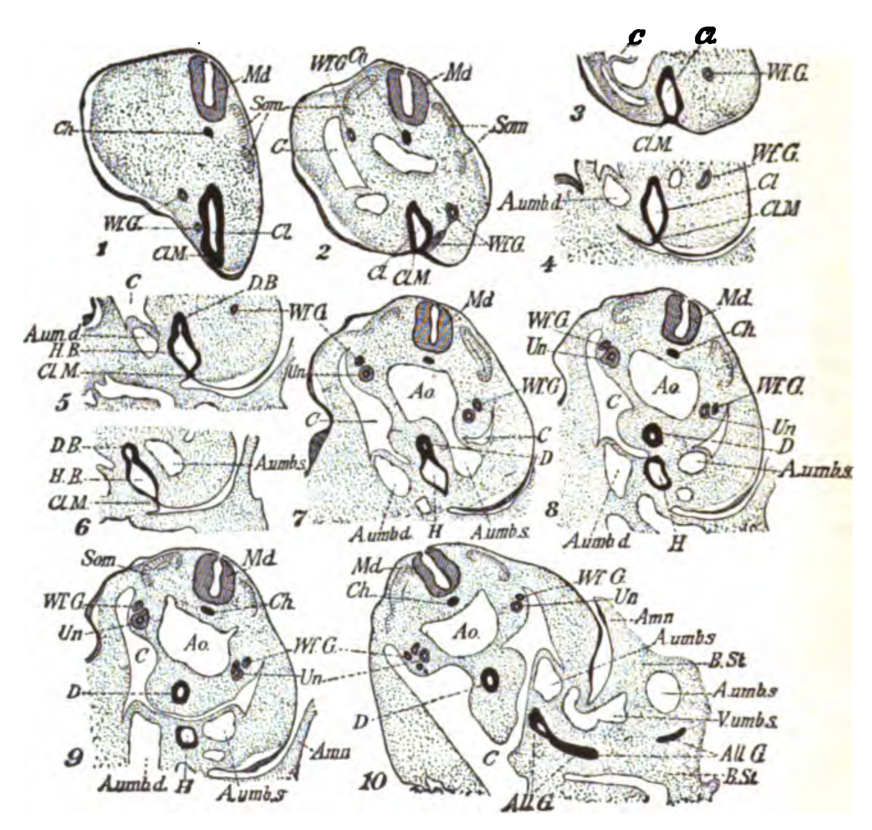
---

[1] Ein recht lehrreiches Beispiel davon, wie vorsichtig man mit dem Messen an Profilconstructionen und ebenso natürlich beim Messen an anderen graphischen Reconstructionen sein muss, erhält man, wenn man die beiden von diesem Embryo mitgetheilten Profilconstructionen vergleicht (13*a* und 13*b*, Taf. V.) Die eine dieser Constructionen ist von der rechten, die andere von der linken Seite entworfen. Sofort fällt auf, dass die Einmündungsstelle des linken Wolff'schen Ganges in die Cloake viel höher liegt als die der rechten, und dass rechts auch die Coelomgrenze viel weiter caudal reicht. Eine einfache Ueberlegung ergiebt, dass es sich hier nur um Erscheinungen handelt die durch die Axendrehung des Embryo bewirkt werden. In Wirklichkeit liegen sowohl die Einmündungen der Wolff'schen Gänge in die Cloake, als die caudalen Grenzlinien des Coeloms rechts und links auf gleicher Höhe.

wieder die schon oft beschriebene Verschmelzung von Darm, Chorda und Medullarrohr; doch liegt die Chorda nur noch dem Schwanzdarm dicht an, weiter cranial liegt die Chorda freilich der ventralen Seite des Medullarrohres noch ziemlich nahe, ist aber von der dorsalen Wand des Darmes durch Mesoderm und vor allem durch die gewaltige, in diesem Gebiet hier schon einheitliche Aorta getrennt. Ausserordentlich gross sind die Veränderungen, welche das Darmrohr beim Uebergange vom Stadium *EB* zur Entwickelungsstufe des Embryo *H. s. J.* durchgemacht hat. Das Lumen des Darmrohres ist nicht nur relativ, sondern absolut geringer, als im jüngeren Stadium, die Wand ist gleichmässig dick. Von dem ventralen Theil des oberen Cloakenendes sehen wir in den Figg. 3*a*, Taf. III und 3*b*, Taf IV keinen schmalen Gang ausgehen, wie in Fig. 1, Taf. III; sondern das Lumen des ventralen Hohlraumes, in den die Cloake sich cranialwärts fortsetzt, ist bedeutend grösser, als das Lumen des dorsal in die Cloake übergehenden Darmes. Erst nach einiger Zeit nimmt das Lumen des ventralen Hohlraumes ab und geht ziemlich plötzlich in einen engen Gang über. Der Sattel, der den ventralgelegenen, entodermalen Hohlraum (vom Allantoisgang dürfen wir nicht mehr sprechen, da ohne Zweifel die Erweiterung, die wir eben beschrieben haben, bereits ein Theil der Blasenanlage ist) vom Darm trennt, setzt sich nach beiden Seiten ein kleines Stück auf die Cloake fort. Ausgedehnte laterale Falten an der Cloake sind nicht vorhanden. Ein sehr wichtiger Fortschritt gegenüber *EB* ist es, dass bei diesem Embryo die Wolff'schen Gänge die Cloake erreicht haben. Wir sehen in der Zeichnung, wie der rechte Wolff'sche Gang die Cloake sehr weit ventral erreicht. Bemerkenswerth ist ferner, dass diese Stelle ziemlich weit caudal vom cranialen Ende der Cloake liegt. Am 50fach vergrösserten Modell gemessen, erhalten wir von dem Sattel der Blase bis zur Mitte der Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges 19 ^{mm}, was einer wirklichen Entfernung von 0·38 ^{mm} beim Embryo entspricht. Hervorheben wollen wir ferner noch, dass das obere craniale Ende der Cloakenmembran nur wenig unterhalb (caudal) vom oberen d. h. cranialen Ende der Cloake liegt. Von den Profilreconstructionen des Caudalendes des Embryo *H. s. J.* gebe ich hier nur einen Theil. Dass man nicht ohne weiteres Maassstab und Zirkel an die Profilconstructionen legen und auf diese Weise die einzelnen Reconstructionen nicht vergleichen darf, wenn die Embryonen wie der vorliegende eine Axendrehung aufweisen, wurde bereits in der Anmerkung zu S. 70 auseinandergesetzt; immerhin gewähren diese Profilconstructionen, selbst wenn Axendrehungen vorliegen, ein werthvolles Hülfsmittel sich über schwierige räumliche Verhältnisse aufzuklären.

Ich gebe schliesslich der Vollständigkeit wegen hier dieselben Schnittbilder noch einmal, welche ich schon in meinem Aufsatz zur Entwickelungs-

geschichte der Harnblase veröffentlicht habe.[1] Die Textfigur Fig. 1 stellt den siebenten Schnitt vor dem Ende der Cloake dar, Fig. 2 den vierten Schnitt cranialwärts, also den elften Schnitt vor dem Ende der Cloake. Fig. 3 den 13., Fig. 4 den 15., Fig. 5 den 16., Fig. 6 den 17., Fig. 7 den 18., Fig. 8 den 19., Fig. 9 den 20., Fig. 10 den 23. Schnitt. Auf den Profilreconstructionen ist nur ein Theil dieser Schnitte eingetragen; weil sie theil-



Figg. 1—10.
Schnitte durch den Embryo *H. s. J.* 25 mal vergrössert.

weise dicht aneinander liegen, war der Raum zu eng um allen gerecht zu werden; die Lage jedes nicht eingetragenen Schnittes ist übrigens ja leicht zu interpolieren. Die einzelnen Schnitte dieser Serie sind übrigens 30, nicht 20 μ dick, wie durch ein Versehen in der früheren Veröffentlichung stehen

[1] *Anatomischer Anzeiger.* 1891. S. 188.

geblieben ist. Nagel[1] gegenüber, der mir vorwirft, dass alle die Schnitte, welche ich zum Beweise für meine Ansicht anführe, „distalwärts (hiesse wohl besser caudalwärts) von der Mündung der Wolff'schen Gänge, also im Bereiche des canalis urogenitalis, der nicht das Geringste mit der Entwickelung der Harnblase zu thun hat", gelegen wären, sei an dieser Stelle nur erwidert, dass die Textfiguren 1 und 2 die Schnitte wiedergeben, auf welchen der rechte, bezw. der linke Wolff'sche Gang die Cloake erreicht und dass alle anderen Schnitte nicht distalwärts (caudalwärts), sondern cranialwärts von diesen Schnitten liegen. Jedem wird das ein flüchtiger Blick auf die Figuren zeigen, es steht aber ausserdem ausdrücklich in der Figurenerklärung bemerkt.

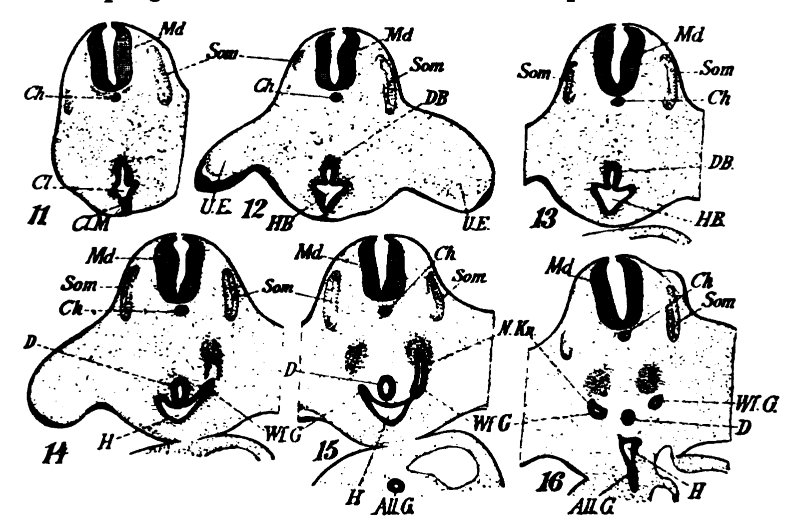
3. Embryo *H. s. for* meiner Sammlung. (Grösste Länge 6·5 mm zwischen Figg. 8 und 9 der Normentafel, Alter 25 bis 27 Tage).

Eine Uebersicht über die bei Embryo *H. s. for.* vorliegenden Verhältnisse soll Fig. 4, Taf. III geben. Diese Figur ist nach einem Ziegler'schen Modell entworfen, welches nach Plattenmodellen modelliert war. Um sich die Stellung der Theile im Embryo klar zu machen, vergleiche man den His'schen Embryo *A* auf der Taf. I des Embryonenwerkes und die His'schen Wachsmodelle 7 und 8. Wir sehen, dass die Cloake wesentlich kleiner ist, als beim Embryo *H. s. J.*, der Schwanzdarm ist gegen die Cloake deutlich abgesetzt, ziemlich lang, aber dünn, gleichsam ausgezogen Die Cloakenmembran ist nach dem Modell gemessen absolut kürzer geworden. Sie misst an dem, bei 50facher Vergrösserung entworfenen Plattenmodell 17·5 mm, betrug also im Embryo wirklich 0·35 mm (gegenüber 0·46 mm beim Embryo *H. s. J.* und 0·26 mm beim Embryo *EB*). Cranial setzt sich die Cloake, ähnlich wie im vorigen Stadium dorsal in den Darm, ventral in die Harnblasenanlage fort. Der Wolff'sche Gang mündet an der Stelle ein, wo die Grenze zwischen der Cloake einerseits und Darm und Harnblase andererseits liegt. Führt man eine Sonde von oben her in den Wolff'schen Gang, so gelangt man, wie das auch auf Fig. 5*b*, Taf. III dargestellt ist, noch in die Cloake. Man sieht jedoch schon, wie der Theil der Cloake, in den der Wolff'sche Gang einmündet dem ventralen Harnblasen-Harnröhrengebiet der Cloake angehört. Von dem Sattel, welcher Darm und Harnblasenanlage theilt, sehen wir nämlich bei dem Embryo *H. s. for.* jederseits eine deutliche Furche auf die lateralen Cloakenwände übergehen und hier eine ganze Strecke weit abwärtsziehen; diese Furche zieht dorsal von der Einmündung des Wolff'schen Ganges caudalwärts. Vom unteren Ende der Wolff'schen Gänge sehen wir schliesslich die Nierenknospen dorsalwärts hervorsprossen.

---

[1] *Berliner Sitzungsberichte.* 1894. S. 180.

Eine andere Anschauung dieser Verhältnisse bekommen wir noch durch die Figg. 5*a* und 5*b*, Taf. III. Diese Figuren sind nach Ziegler'schen Wachsmodellen gezeichnet, welche die Cloake und die angrenzenden Theile des Darmrohres bei 100facher Vergrösserung darstellen. (Es sind diese Modelle nach Plattenmodellen von 200facher Vergrösserung entworfen.) Wir sehen den oberen (cranialen) Theil der Cloake und den angrenzenden Theil des Darmes und der Harnblasenanlage von der linken Seite. In Fig. 5*a*, Taf. III sehen wir das frei praeparirte Epithelrohr von aussen; in Fig. 5*b*, Taf. III ist es eröffnet, und wir sehen, wie von der Theilungsstelle von Harnblase und Darm ausgehend, eine Falte in das Lumen der Cloake vorspringt und caudalwärts zieht. Es entspricht diese Falte der



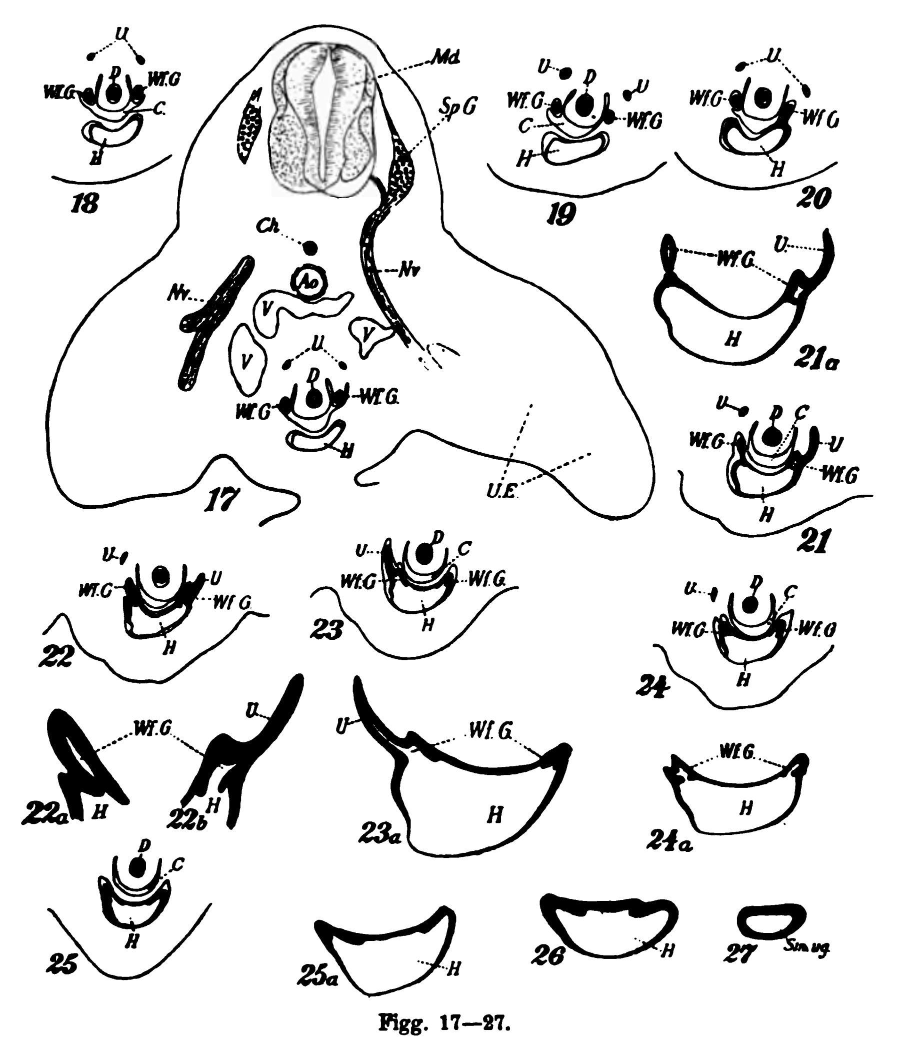
Figg. 11—16.
Schnitte durch den Embryo *H. s. for.* 25 mal vergrössert.

Furche, welche an entsprechender Stelle in der Ansicht von aussen kenntlich ist.

Auch für diesen Embryo gebe ich in den Textfiguren 11 bis 16 die gleichen Bilder, wie die, welche ich bereits früher (a. a. O.) veröffentlicht habe. Jeder Schnitt der vorliegenden Serie hat eine Dicke von 20 μ. Fig. 11 giebt den 15. Schnitt vor dem caudalen Ende der Cloake, Fig. 12 den 17. Fig. 13 den 18., Fig. 14 den 20., Fig. 15 den 21., Fig. 16 den 26. Schnitt cranial vom caudalen Cloakenende. Hervorzuheben ist, dass, wie Figuren und Modelle zeigen, die Furche geschwunden ist, in welcher bei jüngeren Stadien ein Theil der Cloakenmembran lag. Die Cloakenmembran liegt jetzt durchaus im Niveau der Körperoberfläche; eine ectodermale Cloake ist also nicht einmal in Andeutung vorhanden.

4. Embryo *Ru* der His'schen Sammlung. (Nl. 9·1 mm, Normentafel Fig. 12, Alter etwa 30 Tage).

Der Embryo *Ru* ist etwa quer zur Beckengegend in Schnitte von 1/100 mm zerlegt. Diese Schnitte sind in drei Serien angeordnet, von denen



Figg. 17—27.

Durchschnitte durch den Embryo *Ru*. Figg. 17—25 25 mal vergrössert. Figg. 21*a*, 23*a*, 24*a*, 25*a*, 26 und 27 50 mal vergrössert. Figg. 22*a* und 22*b* 100 mal vergr.

ich zwei in Leipzig einsehen konnte, es fehlte mir also beim Studium jeder dritte Schnitt. Ich gebe hier nur einige Schnittbilder bei 50facher Vergrösserung wieder, welche zeigen, dass das untere Ende des Wolff'schen

Ganges im Begriff ist, in die Cloake aufgenommen zu werden, und so jetzt die directe Einmündung des Ureters in die Harnblase angebahnt wird. Besonders hervorgehoben muss werden, dass die Einmündungsstelle des Ureters in den Wolff'schen Gang jetzt durchaus lateral liegt. Um eine Uebersicht über die Gesammtverhältnisse zu ermöglichen, ist der am weitesten cranial gelegene der mitgetheilten Schnitte bei 25facher Vergrösserung ganz gegeben (Textfig. 17), während sonst nur die uns hier besonders interessirende Gegend im ventralen Embryonalgebiet dargestellt ist. Auf dem ersten dargestellten Schnitt (Textfig. 17), ist der Bauchstiel noch eben mit der ventralen Wand des Embryo in Verbindung. Wir sehen an der ventralen Seite des Embryonalkörpers die ventral convexe, dorsal concave Harnblase, weiter dorsal in einer Reihe die Lumina des Darmes und der beiden Wolff'schen Gänge, und am weitesten dorsal die Ureteren, die sehr viel schwächer sind als die Wolff'schen Gänge. Wir wollen unsere Aufmerksamkeit ausserdem noch auf die Form des Coeloms richten. Von der dorsalen Wand der Leibeshöhle ragen drei Falten in das Coelom hinein, eine mittlere, grössere, welche das Darmrohr birgt und zwei kleinere laterale, welche die Wolff'schen Gänge enthalten. Drei Schnitte weiter caudal (Textfig. 18), ist das Bild noch nicht wesentlich verändert, nur sind die beiden lateralen Falten, in welchen die Wolff'schen Gänge liegen, niedriger geworden. Dagegen zeigt Textfig. 19, zwei Schnitte weiter caudal, die Falte an der linken Seite der Figur verstrichen, und der linke Wolff'sche Gang liegt nun lateral vom Coelom, während an der rechten Seite der Wolff'sche Gang noch in einer Falte liegt, diese Falte aber von der dorsalen Wand des Coeloms nach der lateralen hinüber rückt. Wieder zwei Schnitte weiter (Textfig. 20), sehen wir, wie das Epithel des linken Wolff'schen Ganges mit dem Epithel der Harnblasen-Harnröhrenanlage verschmilzt. Noch zwei Schnitte weiter (Textfig. 21) beginnt auch das Epithel des anderen, des rechten Wolff'schen Ganges mit dem Epithel des Sinus urogenitalis zu verschmelzen. Auf demselben Schnitt sehen wir auf der linken Seite (in der Figur rechts) die Einmündung des Ureters in den Wolff'schen Gang. Die Einmündungsstelle liegt ganz lateral und das unterhalb bezw. ventral von dieser Einmündungsstelle gelegene Stück des Wolff'schen Ganges ist ganz kurz. Der folgende Schnitt (Textfig. 22) zeigt die eigentliche Einmündungsstelle des linken Wolff'schen Ganges; wir sehen, wie sich an ihr das Epithel des Wolff'schen Ganges gegen das Epithel des Sinus urogenitalis scharf, lippenförmig absetzt. Wieder zwei Schnitte weiter (Textfig. 23) sind die Einmündungsstellen und die sie begrenzenden Epithellippen an beiden Seiten des Schnittes zu erkennen. Man sieht, wie die Einmündungsstellen ziemlich weit auseinander liegen. Textfig. 24, der nächste Schnitt, zeigt dann die Einmündung des rechten

Ureters in den Wolff'schen Gang (an der linken Seite der Figur). Auf einigen Schnitten, dem übernächsten (Textfig. 25) und den zwei folgenden (einen derselben giebt Textfig. 26), sind die medialen, an der dorsalen Wand der Cloake gelegenen Epithellippen immer noch kenntlich, um auf dem vierten Schnitt (Textfig. 27) zu verschwinden. Die eben geschilderten Einmündungsverhältnisse des Wolff'schen Ganges in den Sinus urogenitalis sind in den Textfigg. 21*a*, 22*a*, 22*b*, 23*a*, 24*a*, 25*a* und der schon erwähnten Textfig. 26 dargestellt. Textfig. 27 zeigt den ersten Schnitt, welcher diese Lippen nicht mehr hat. Ich spreche gleich hier aus, dass ich glaube, dass diese Bilder auf eine Ausweitung des unteren Endes der Wolff'schen Gänge, der sogenannten Allantoisschenkel der Cloake und ihre Aufnahme in den Sinus urogenitalis hindeuten. Ueber die sonstigen Verhältnisse dieses Embryo nur noch einige Worte. Die in den Bereich der Cloakenmembran fallenden Schnitte zeigen, dass die Cloakenmembran ziemlich hoch ist, sich also in eine Cloakenplatte umgebildet hat. Eine äussere ectodermale Cloake lässt sich nicht erkennen, und wenn auch einige in dies Gebiet fallende Schnitte zerstört sind, kann man doch wohl aus den vorhandenen sicher genug schliessen, dass keine ectodermale Cloake vorhanden ist, ebensowenig wie beim Embryo *H. sap. for.*

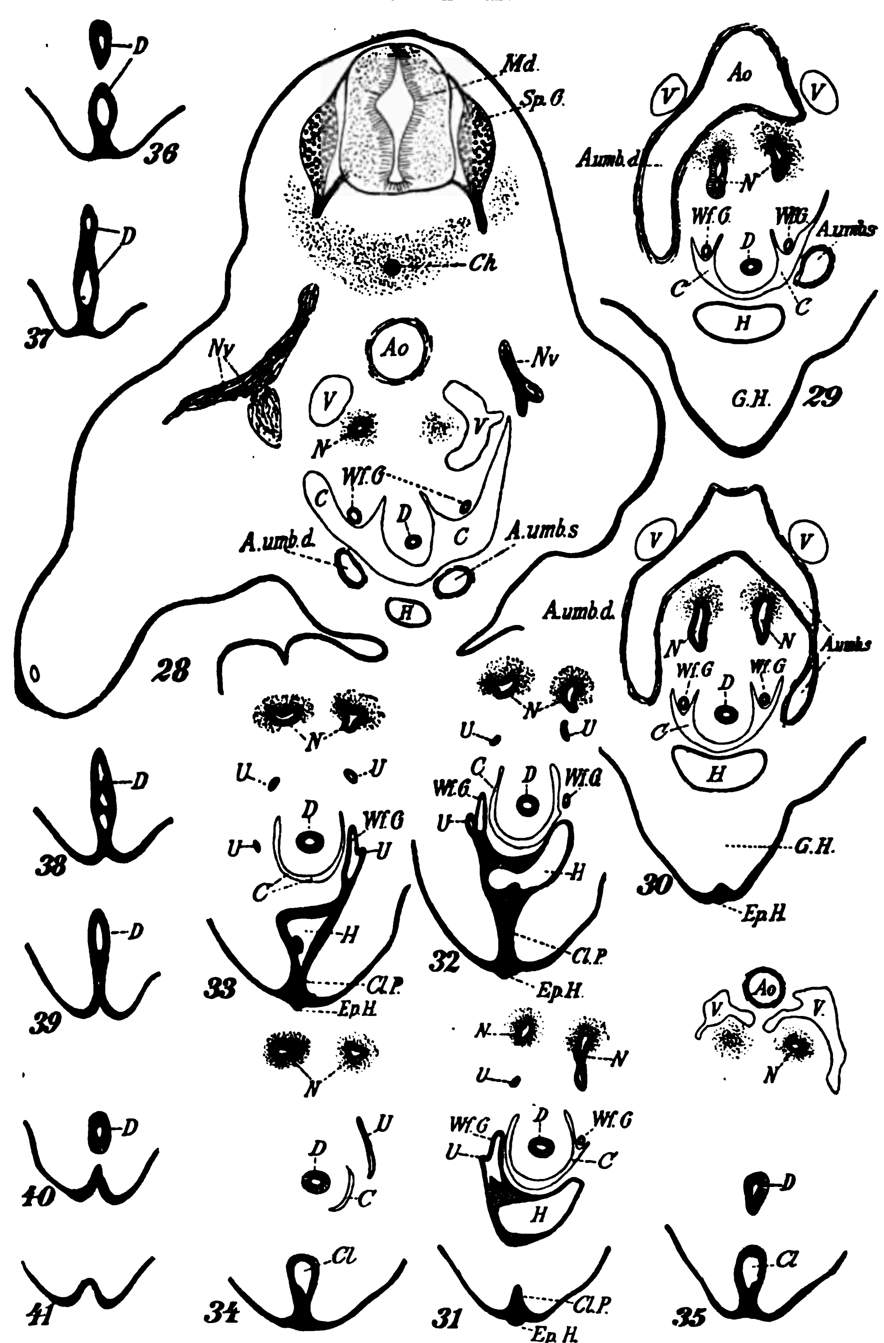
5. Embryo *H. s. Bul.* 1 meiner Sammlung (Nl. 11·5 mm zwischen Fig. 15 und 16 der Normentafel, Alter 32 bis 33 Tage).

Der Embryo *H. s. Bul.* 1 (Nl. 11·5 mm) zeigt einen sehr schön ausgebildeten äusseren Schwanz und einen deutlichen Geschlechtshöcker. Die Fig. 6, Taf. III ist nach einem Plattenmodell (Vergrösserung 50fach) gearbeiteten Ziegler'schen Modell entworfen. Im Modell ist von links her die Anlage von Darm, Cloake, Harnblase, Wolff'scher Gang und Ureter freigelegt. Die obere Schnittfläche (Fig. 6, Taf. III) liegt dicht cranial von der Theilung der Aorta in die Aa. iliacae. Die Figur zeigt die Ansicht des Modells von vorn, links und oben. Darm und Harnblase münden in die verhältnissmässig bereits sehr kleine Cloake. Die Scheidung von Harnblasenanlage und Sinus urogenitalis einerseits und Darm andererseits ist über die Einmündungsstelle der Wolff'schen Gänge in caudaler Richtung fortgeschritten, so dass jetzt auch ein Theil der Harnröhrenanlage gebildet ist. Die Anlage der Harnblase ist sehr deutlich, doch scheint sie in der Figur grösser als sie in Wirklichkeit ist. Es kommt dies daher, dass die seitlichen Theile der Harnblase stark nach der dorsalen Seite gebogen sind; man kann, da diese seitlichen Theile der Blase den mittleren Theil der Blase verdecken, in der Figur gar nicht erkennen, dass der Durchmesser der Blase in der medianen Sagittalebene verhältnissmässig gering ist. Die wirkliche Länge dieses Durchmessers lässt sich leicht an der Profilreconstruction Fig. 15, Taf. V und an den Schnitten Textfig. 28 bis 33 con-

statiren. Man sieht dann bei Vergleichung der Schnitte und Profilreconstruction auch, wie die vordere Fläche der Harnblase und entsprechend die hintere vollkommen sattelförmig gestaltet ist. Ventral zeigt die Blase eine starke Concavität in craniocaudaler Richtung und eine entsprechende Convexität in transversaler Richtung, die dorsale Fläche der Blase ist in sagittaler Richtung convex, in transversaler concav. Nach oben setzt sich die Harnblasenanlage allmählich in den Allantoisgang fort, nach unten in den Hohlraum der Cloake. Ventral von diesem Hohlraume finden wir die Cloakenmembran, die ihre Gestalt wesentlich verändert hat. Während wir ursprünglich eine Membran vor uns hatten, finden wir jetzt — es wurde auf diesen Umbildungsprozess schon bei Besprechung des Embryo *Ru* kurz hingedeutet — eine in sagittaler Richtung hohe, aber transversal dünne Zellplatte, der man mit Recht den Namen Cloakenplatte beilegen kann. Dieselbe Bildung hat Tourneux als Bouchon cloacal bezeichnet. Ektoderm und Entoderm sind in dieser Cloakenplatte nicht mehr abgegrenzt, ventral liegt die Cloakenplatte in einer ganz flachen Furche, welche nur unter der Wurzel des Schwanzes etwas tiefer wird. Cranial endet sie dicht unter der Spitze des Geschlechtshöckers mit einem kleinen Epithelhöcker, dem wir später wieder begegnen werden. Wie weit Entoderm, und wie weit Ektoderm an dem Aufbau der Cloakenplatte sich betheiligt, ist schwer zu entscheiden. Da in früheren Stadien das Entoderm einen grösseren Antheil an der Bildung der Cloakenmembran nimmt als das Ektoderm, liegt es nahe auch in der Cloakenplatte dem Entoderm den Löwenantheil zu geben; doch ist diese Annahme zwar naheliegend, aber durchaus nicht nothwendig, und es soll über diese Frage später im Zusammenhange gesprochen werden, hier nur so viel, dass die ganz seichte Rinne, welche sich bei diesem Embryo von der Wurzel des Schwanzes bis in die Nähe der Spitze des Geschlechtshöckers hinzieht, + dem ektodermalen Theil der Cloakenplatte alles ist, was man als ectodermale Cloake auffassen darf, und dass selbst in diesem Stadium sonach die Ausdehnung der entodermalen Cloake die Ausdehnung der ectodermalen Cloake nicht nur wesentlich übertrifft, sondern dass, wenn wir überhaupt von einer ectodermalen Cloake sprechen wollen, das Gebiet dieses Cloakentheiles ein ganz minimales ist. Das unterste Ende des Wolff'schen Ganges ist bei dem Embryo *H. s. Bul.* 1 ziemlich stark ausgeweitet, es stellt den Allantoisschenkel von Mihalkowics dar. Dieses unterste Ende des Wolff'schen Ganges nimmt noch den Ureter auf, und zwar mündet der Ureter jetzt von der lateralen Seite in den Wolff'schen Gang ein, während wir ihn früher dorsal, ja dorsomedial einmünden sahen. Das craniale Ende des Nierenganges (Ureters) ist schon zur Anlage des Nierenbeckens ausgeweitet. Im Modell, wie in der Reconstruction sehen wir dann ferner, wie das Coelom im Herabsteigen mit

der Scheidewand zwischen Darm einerseits und Harnblase und Sinus urogenitalis andererseits gleichen Schritt gehalten hat. In der Zeichnung nach dem Modell kommt das freilich nicht sehr deutlich zur Geltung, weil die betreffende Gegend durch die Anlage der Harnblase theilweise verdeckt wird. Ausser den schon besprochenen Dingen sehen wir in der Profilreconstruction dann noch, dass das Epithel des untersten Darmstückes das Lumen desselben an zwei kleinen Stellen verlegt. Es dürfte sich hierbei wohl nur um zufällige und bedeutungslose Verklebungen handeln. Wenden wir uns jetzt noch kurz zur Betrachtung der Schnittbilder. Textfig. 28 giebt den Schnitt, welcher das Modell cranial abschliesst. An der ventralen Seite des Schnittes sehen wir die Insertion des Bauchstieles, an der linken Seite der Figur finden wir den Anschnitt des rechten Nierenbeckens. Während hier der Uebersicht wegen, der ganze Schnitt durch den Embryonalkörper dargestellt wurde, werden in den folgenden Figuren immer nur grössere oder kleinere Theile des Durchschnittes gegeben. Textfig. 29 giebt den achten Schnitt weiter caudal, ventral macht sich in dieser Figur der Geschlechtshöcker geltend, das Coelom hat an Ausdehnung sehr abgenommen, das Nierenbecken ist auf beiden Seiten des Embryo getroffen. Wir sehen, wie die Aorta sich in dieser Gegend in die Aa. iliacae theilt, von denen die rechte in ziemlicher Ausdehnung im Schnitte getroffen ist.

Zwei Schnitte weiter erscheint der Anfang der Cloakenplatte (Textfig. 30), fünf Schnitte weiter caudal kommen wir mit Textfig. 31 in das Gebiet des kleinen Epithelhörnchens, wir sehen das unterste Ende des rechten Wolff-schen Ganges getroffen, und zwar an der Stelle, wo lateral der Ureter in ihn einmündet. Im nächsten Schnitt (Textfig. 32) ist die Cloakenplatte in Verbindung mit Anlage des Sinus urogenitalis; die Gestalt des Coeloms ist verändert, da beide Falten, welche weiter oben die Wolff'schen Gänge enthalten, verschwunden sind. Zwei Schnitte weiter caudal (Textfig. 33), ist die Einmündung des Wolff'schen Ganges in den Sinus urogenitalis kenntlich und ebenso die Einmündung des linken Ureters in den Wolff'schen Gang. Der in Textfig. 34 dargestellte Schnitt, der vier Schnitte weiter caudal liegt, geht durch den Verbindungsgang zwischen Cloake und Darm (Reichels Cloakengang). Das Coelom ist bis auf eine unbedeutende Spur verschwunden, die man an der linken Seite des Darmes erkennt (in der Figur natürlich rechts). Textfig. 35 fünf Schnitte weiter caudal ist das linke Nierenbecken (rechts in der Figur) zum letzten Mal getroffen; das rechte war bereits zwei Schnitte früher zu Ende, und der Darm beginnt sich der Cloake zu nähern; die ziemlich breite Cloakenplatte liegt ventral im Grunde einer, wenn auch unbedeutenden, so doch deutlichen Furche. Die folgenden Textfigg. 36 bis 41 geben die nun caudal folgenden sechs Schnitte wieder und zeigen die Einmündung des Darmes in die Cloake und



Figg. 28—41.
Durchschnitte durch den Embryo *H. s. Bul.* 1. 25mal vergrössert.

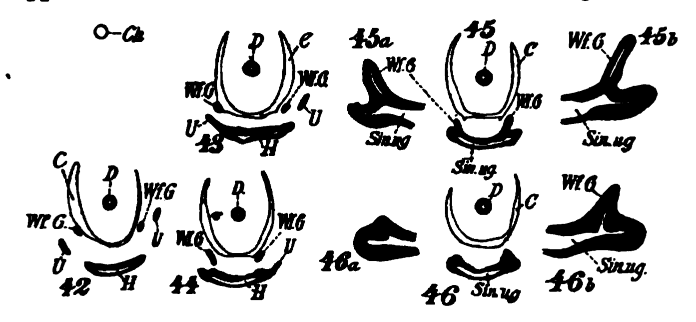
die Vertiefung der ventralen Furche im caudalen Gebiet der Cloakenplatte. Der auf Textfig. 41 caudal folgende Schnitt zeigt den Beginn der Schwanzwurzel, dieselbe ist hier nicht mehr dargestellt.

6. Embryo *S* 1 der His'schen Sammlung (Nl. 12·6 mm, Normentafel Fig. 16, Alter etwa 33 Tage).

Der Embryo *S* 1 wird hier nur aufgeführt, weil ich bei ihm das merkwürdige, für dieses Stadium jedenfalls abnorme Verhalten fand, dass der Ureter medial in das caudale Ende des Wolff'schen Ganges einmündet. Sonst steht der Embryo *S* 1 dem Embryo *H. s. Bul.* 1 meiner Sammlung ausserordentlich nahe.

7. Embryo *CR* der His'schen Sammlung (Nl. 13·6 mm, Alter etwa 35 bis 36 Tage, Normentafel Fig. 19).

Das Entwickelungsstadium des Embryo *CR* der His'schen Sammlung ist in doppelter Hinsicht für uns interessant. Erstens zeigt er ein Stadium,



Figg. 42—46.

Durchschnitte durch den Embryo *CR.* Figg. 42, 43, 44, 45, 46 25 mal vergrössert. Figg. 45*a*, 45*b*, 46*a* und 46*b* 75 mal vergrössert.

in welchem das letzte Ende des Wolff'schen Ganges gerade eben in das Grenzgebiet von Harnblasen- und Urogenitalsinusanlage aufgenommen ist, sodann ist eben die Scheidung von Sinus urogenitalis beendet und ein ganz kurzer primitiver Damm gebildet. Da der als nächster dargestellte Embryo *Hg*, von dem mehrere Plattenmodelle gefertigt wurden und von dem eine genauere Schilderung gegeben werden soll, dem Embryo *CR* in allen irgend wesentlichen Punkten ausserordentlich nahe steht, beschränke ich mich für diesen Embryo auf die Wiedergabe weniger Schnitte, welche die Einmündungsstellen des Wolff'schen Ganges und des Ureters darstellen. Auch von diesem Embryo sind drei Serien (Schnittdicke 10 μ) angefertigt, von denen ich nur zwei gesehen habe. Die hier gegebenen Figuren stellen aufeinanderfolgende Schnitte einer dieser Serien dar, es liegen also zwischen je zwei dargestellten Schnitten immer zwei Schnitte von je 10 μ Dicke. Die Abbildungen beginnen cranial mit Textfig. 42

und beschränken sich auf die uns interessirende Gegend. Textfig. 43 zeigt die Mündung des Ureters links, Textfig. 44 rechts, die Textfigg. 45 und 46 die Einmündung beider Wolff'scher Gänge. Der in die Harnblasen-Urogenitalsinusanlage aufgenommene Theil der Wolff'schen Gänge ist, so glaube ich werden die Bilder zu deuten sein, noch durch das Epithel kenntlich, das im Bereich des früheren Wolff'schen Ganges höher ist. Es ist dies Verhalten in den zu den Textfigg. 45 und 46 gegebenen Specialskizzen auch bei stärkerer Vergrösserung dargestellt (Fig. 45*a* und *b* und 46*a* und *b*). Hervorzuheben ist, wie dicht dorsale und ventrale Wand der Harnblasen bezw. der Urogenitalsinusanlage aneinanderliegen; sie sind fast bis zur Berührung genähert und Harnblase und Sinus urogenitalis haben also hier nur ein minimales Lumen aufzuweisen.

8. Embryo *Hg* der His'schen Sammlung (14 mm NL, Alter 36 bis 37 Tage, zwischen Fig. 19 und 20 der Normentafel).

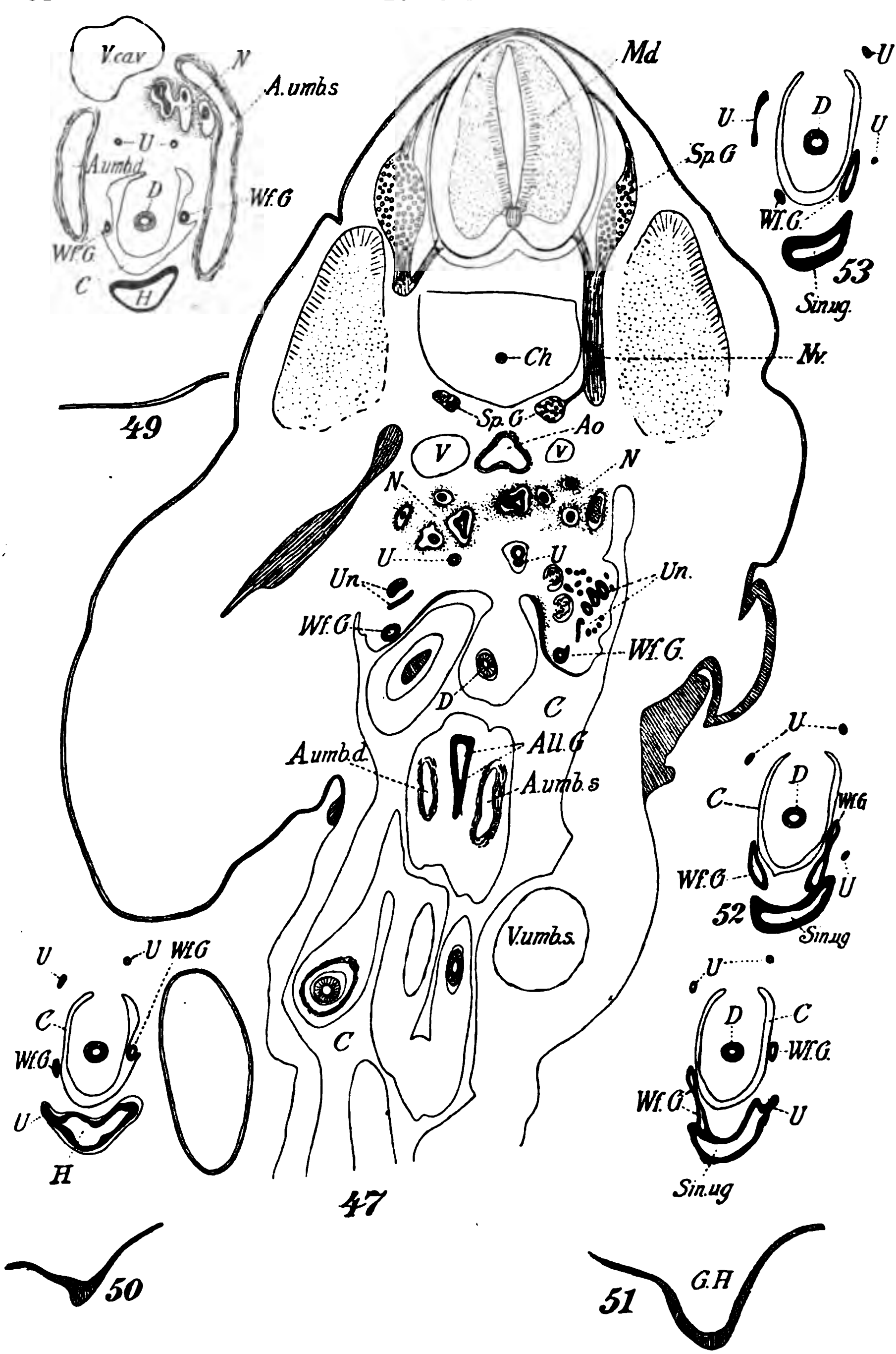
Die Figg. 7, Taf. IV und 16, Taf. V geben eine gute Uebersicht über die Ableitungswege des Urogenitalapparates beim Embryo *Hg*. — Fig. 7, Taf. IV ist nach einem Ziegler'schen Modell gezeichnet, welches nur einen Theil eines grösseren Plattenmodells wiedergiebt. Das Ziegler'sche Modell war entsprechend dem Plattenmodell bei 50facher Vergrösserung gearbeitet, ist aber in der Zeichnung um die Hälfte verkleinert. Um einen Ueberblick über die Gesammtlage der Theile zu erleichtern, sind in der Zeichnung ausserdem die Umrisse des ganzen Modells wiedergegeben. Fig. 16, Taf. V giebt eine bei 50facher Vergrösserung entworfene Profilconstruction auf $^1/_2$ verkleinert wieder, da bei diesem Embryo in dieser Gegend keine Axendrehung zu berücksichtigen ist und der Bau der Organe ja durchaus symmetrisch ist, kann diese Reconstruction ebenso wie die Profilreconstruction des Embryo *H. s. Bul.* 1 zu Messungen verwertet werden. Die Zeichnung nach dem Modell und die Profilreconstruction ergänzen sich. Wir sehen z. B., dass der primitive Damm eben gebildet ist nur an der Profilreconstruction, die Gestalt des Schwanzes nur an der, nach dem Modell entworfenen Zeichnung. Der Schwanz des Embryo *Hg* ist noch deutlich, aber er ist gegen den Schwanz in früheren Stadien in harmonischer Ausbildung wesentlich zurück geblieben. Eine stumpfe und unförmige Basis geht ziemlich unvermittelt in eine kleine, etwas nach links abweichende Spitze über. Der Schwanz liegt der noch geschlossenen Afteranlage dicht an und deckt auch noch einen Theil der Ausmündung des Sinus urogenitalis, der sich eben nach aussen geöffnet hat. Das Medullarrohr können wir bis in die Spitze des Schwanzes verfolgen. Hinter der Stelle, wo der Darm das Ectoderm erreicht, springt dicht unter der Schwanzwurzel ziemlich weit dorsal eine Epithelleiste vor, die als Duplicatur des Ektoderms aufzufassen ist. Diese Epithelbildung begrenzt die dorsale Seite eines Wulstes, der an der

ventralen Seite durch eine andere Epithelleiste begrenzt wird. Auch dort nämlich, wo der Darm das Ektoderm erreicht, kommt eine Epithellamelle zur Ausbildung, die auf dem Durchschnitt natürlich als Epithelleiste erscheint. Diese ventrale Epithelleiste mit einer flachen, auf ihrer freien Oberfläche wahrnehmbaren Furche stellt sich in Oberflächenbildern als Fissura ani transversa dar. Ihr verdanken wir die Beschreibung, dass die Mündung des Anus ursprünglich eine transversale Spalte sei; es ist übrigens in diesem Stadium von einer Mündung des Anus noch nicht die Rede. Der Wulst hinter der eben besprochenen Epithelleiste wird im vorliegenden Fall durch eine seichte mediane Furche in zwei symmetrische Hälften zerlegt. Man könnte die beiden so entstehenden Wülste als Analhöcker (Reichel) bezeichnen, muss aber hervorheben, dass sie bei Weitem nicht so hervortreten, wie man nach der Reichel'schen Zeichnung[1] vermuthen sollte, auch scheint mir diese Configuration, wie auch schon andere Beobachter hervorheben, durchaus nicht regelmässig so zu liegen. Die Ausbildung des Genitalhöckers hat stark zugenommen, was besonders dem Schwanze gegenüber auffällt, der ja freilich seinerseits Rückschritte gemacht hat.

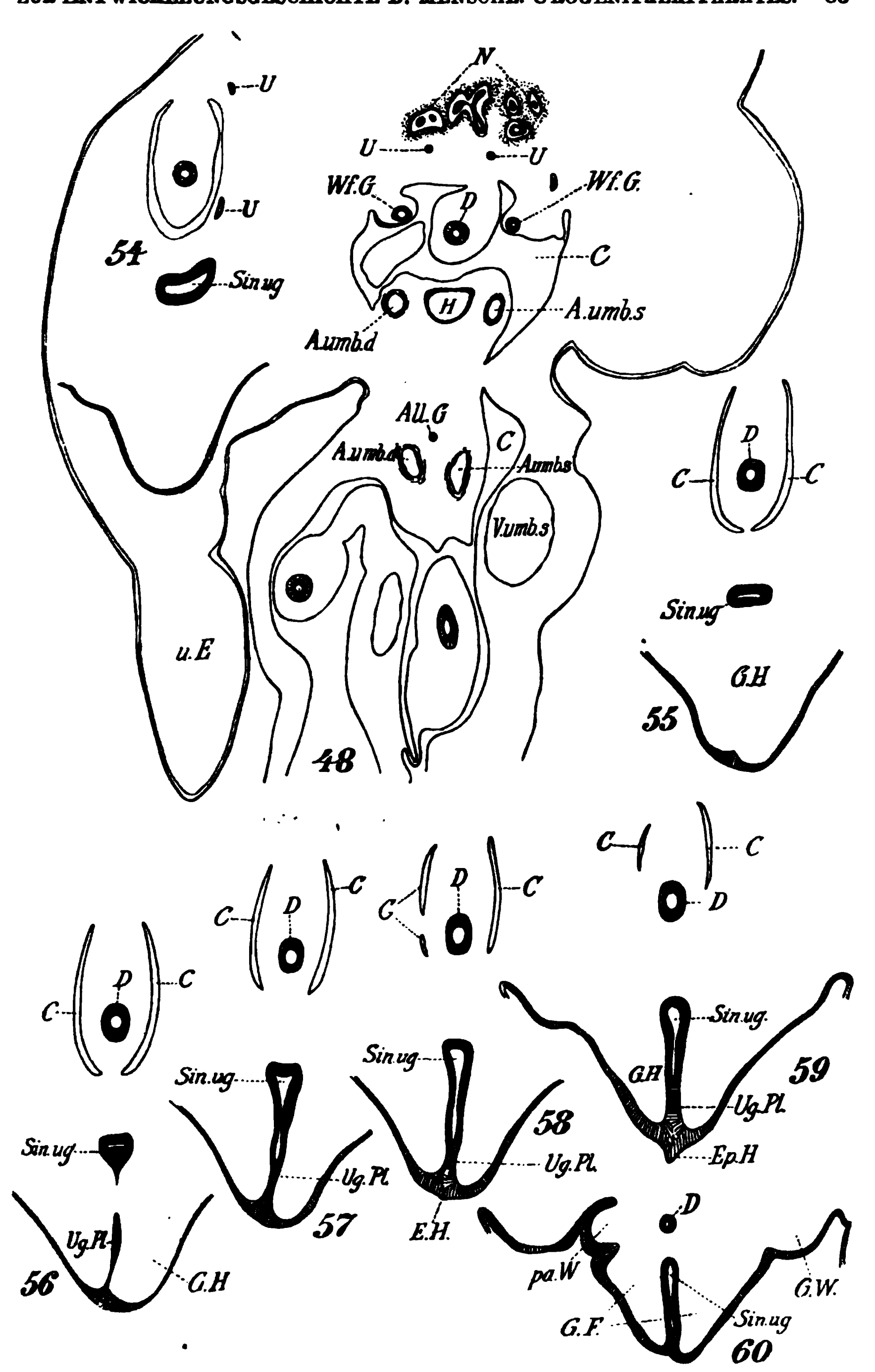
Die Urogenitalplatte (der ventrale Theil der Cloakenplatte) ist in ihrem dorsalen Theil entfaltet und damit hat, wie ja schon erwähnt, der Sinus urogenitalis eine Mündung nach Aussen erhalten. Am ventralen Theil der Urogenitalplatte ragt ein stark ausgebildetes Epithelhörnchen hervor. Der Sinus urogenitalis ist lang und eng, aber in seinen cranialen Theilen in transversaler Richtung stark ausgedehnt. Eine Abgrenzung zwischen Sinus urogenitalis und Harnblase ist noch nicht vorhanden. Im Grenzgebiet münden auf etwa gleicher Höhe die Wolff'schen Gänge und die Ureteren selbstständig in die Blase. Die Mündung der Ureteren liegt unmittelbar lateral und ein klein wenig höher und weiter ventral als die Mündung der Wolff'schen Gänge. Auch der Scheitel der Blase ist noch nicht scharf abgegrenzt. Wir sehen das Lumen der Blase allmählich in das des Allantoisganges übergehen. Der Allantoisgang erscheint dann freilich bald sehr dünn ausgezogen und hat jedenfalls in diesem Gebiet nichts mehr mit der Blasenanlage zu thun. Vom Darm wollen wir noch erwähnen, dass er in seinem unteren Bezirk eine deutliche Anschwellung zeigt, die caudal in eine Verengung übergeht. Die engste Stelle liegt gerade dort, wo der Darm die vorher beschriebene, im Bereich der Fissura ani transversa gelegene Ectodermleiste berührt. Das Coelom reicht jetzt weit caudalwärts über die Einmündungsstelle der Wolff'schen Gänge hinab, und zwar reicht das laterale Coelom weiter caudal als das Coelom, welches sich ventral von dem Darm

---

[1] *Zeitschrift für Geburtshülfe und Gynaekologie.* 1888. Taf. I. Figg. 1 u. 2.



Figg. 47 und 49—53.
Durchschnitte durch den Embryo *Hg.* 25 mal vergrössert.



Figg. 48 und 54—60.
Durchschnitte durch den Embryo *Hg*. 25mal vergrössert.

zwischen Darm und Blase in der medianen Sagittalebene vorschiebt. Man hat, wie ich das bereits an anderer Stelle erwähnt habe, den Eindruck, als wenn die Trennung des Mesoderms zwischen Canal. urogenitalis und Darm durch das Coelom von rechts und links her statt hat.

In den nach den Schnitten entworfenen Figuren, gebe ich stets bis auf die beiden ersten, die zugleich als Uebersicht dienen müssen, nur einen kleinen Theil des Schnittes wieder. Auf dem ersten Schnitt (Textfig. 47) sehen wir die rechte hintere Extremität (in der Fig. links) bereits getroffen, die linke noch nicht. Dem entsprechend ist links das caudale Ende der linken Urniere noch getroffen, rechts nicht mehr. Ventral kommen wir in das Gebiet des bekannten physiologischen Nabelbruches. Im Bereich des Coeloms finden wir den Anschnitt des Stranges, in welchem die Harnblasen- und Allantoisanlage mit den beiden Aa. umbilicales liegt. In der linken Leibeswand tritt uns die mächtige Vena umbilical. sinistr. entgegen.

Von der dorsalen Wand des Coeloms entspringen drei Falten; von diesen enthält die mittelste den Darm und zeigt bereits ein kurzes aber deutliches Mesenterium. Die linke der Falten birgt, wie schon hervorgehoben, das caudale Ende der Urniere und den Wolff'schen Gang. In der rechten Falte ist nur der Wolff'sche Gang vorhanden. Dorsal von diesen Gebilden finden wir die Nierenanlagen. Textfig. 48 liegt 18 Schnitte von 0·66 μ weiter caudal; hier ist das Coelom im Embryonalkörper nicht mehr in Verbindung mit dem Coelom des physiologischen Nabelbruches. Mehr dorsal finden wir die Harnblasenanlage, mehr ventral dem physiologischen Nabelbruch zugekehrt den schon ausserordentlich reducirten Allantoisgang. Beide Gebilde sind rechts und links begleitet von Durchschnitten durch die Aa umbilicales. Von den drei Falten an der dorsalen Wand des Coeloms machen die beiden lateralen, welche die Wolff'schen Gänge enthalten, Miene auf die laterale Wand des Coeloms herumzurücken. Diese Lageveränderung ist 18 Schnitte weiter caudal (Textfig. 49) vollzogen, und es fällt ausserdem auf, dass die rechte Falte fast verstrichen ist. Die Gestalt des Harnblasendurchschnittes erscheint halbmondförmig. Wieder 18 Schnitte weiter sehen wir die Einmündung des rechten Ureters. Es folgen nun unmittelbar die Einmündungen des rechten Wolff'schen Ganges und die Einmündungen des linken Wolff'schen Ganges und Ureters. Ich stelle in dieser wichtigen Gegend jetzt deswegen jeden dritten Schnitt dar (Textfig. 51, 52, 53 und 54). Gerade auf diesen Schnitten beginnt auch der Geschlechtshöcker. Man sieht an den Textfigg. 50 bis 54, dass, wie ja schon beschrieben, die Ureteren jetzt selbstständig in die Blase einmünden, und zwar liegt ihre Einmündungsstelle lateral und ein klein wenig cranial von den Wolff'schen Gängen. Bei den Vorgängen, welche die Trennung der Ureteren von den Wolff'schen Gängen veranlassen und,

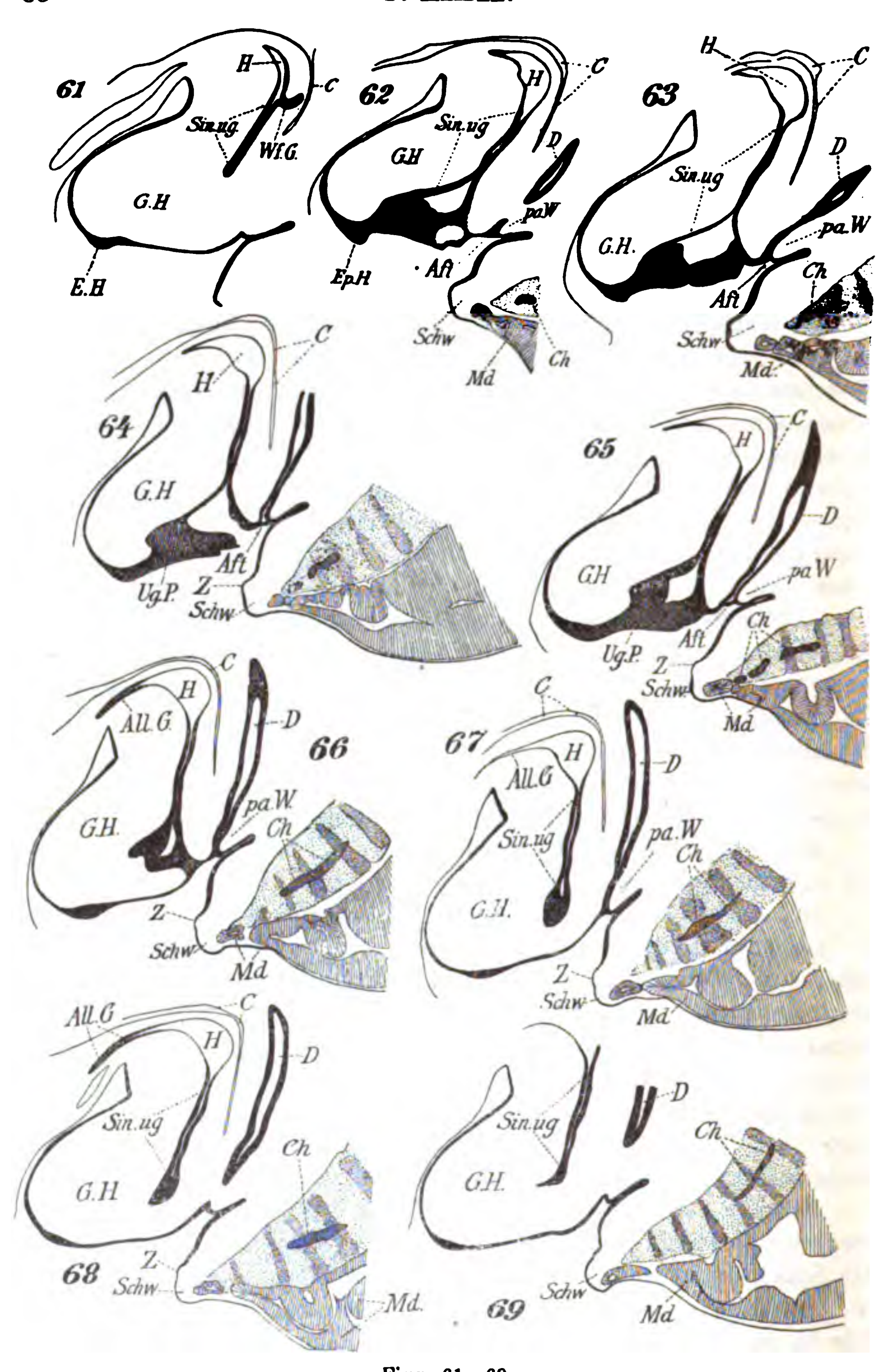
welche meiner Meinung nach im Wesentlichen darin bestehen, dass die caudalen Enden der Wolff'schen Gänge ausgeweitet und schliesslich in die an dieser Stelle noch nicht getrennten Anlagen der Harnblase und des Sinus urogenitalis aufgenommen werden, kommt nun neben dieser Trennung eine Verlegung der Einmündungen der Wolff'schen Gänge auf die dorsale Wand der Blase zu Stande. Dabei haben sich die caudalen Enden der Wolff'schen Gänge gegenüber früheren Stadien nicht nur relativ, sondern auch absolut genähert.

Doch kehren wir zu der Betrachtung der Schnitte zurück. Textfigur 55 liegt 24 Schnitte weiter caudal als Textfigur 54. Wir sehen hier eine Trennung des Coelom in eine rechte und linke Hälfte; das Epithel des Geschlechtshöckers lässt eine kleine leistenförmige Einsenkung erkennen. In Abständen von je drei Schnitten folgen nun die Textfiguren 56 bis 59 auf einander. Wir erkennen auf diesen Schnitten die Urogenitalplatte und den gegen sie vordringenden Sinus urogenitalis; wir sehen dann ferner, wie das Epithelhörnchen Textfigur 58, 59 auf der Firste der Urogenitalplatte sich erhebt. Das Coelom ist in Textfigur 59 nur noch wenig kenntlich und hört 1 bis 2 Schnitte weiter caudal ganz auf. Den Schluss der von diesem Embryo dargestellten Schnitte mag Textfigur 60 bilden. Hier kommt auf der rechten Seite der Figur sowohl die Epitheleinsenkung der Fissura Ani transversa wie die Epithelleiste unter der Schwanzwurzel zur Geltung, zwischen beiden der Mesodermwulst, den Reichel als Analhöcker beschrieben hat. Wir sehen also hier, wie sich im Schnitte die Dinge darstellen, welche ja oben bereits an der Hand des Modells eingehender besprochen wurden.

9. Embryo *Ob* der His'schen Sammlung (Nl. 15·8 mm, ♂, Fig. 21 der Normentafel, Alter 29 bis 40 Tage).

Der Embryo *Ob*, der ein wenig älter ist als *Hg*, ist in Schnitte parallel der medianen Sagittalebene zerlegt worden. Ureter und Wolff'scher Gang haben sich beim Embryo *Ob* getrennt, ihre Mündungen liegen aber noch dicht bei einander. Der primitive Damm ist gebildet. Darm und entodermaler Sinus urogenitalis sind also vollkommen getrennt. Der Sinus urogenitalis mündet frei nach aussen, da sich die Urogenitalplatte an ihrer dem Anus zugekehrten Seite entfaltet hat, dagegen ist der Darm noch durch eine Zellmembran verschlossen; auch hat sich die ektodermale Aftergrube noch nicht gebildet.

Zwischen Schwanzwurzel und dem hinter dem Anus sich ausbildenden, aber noch schwach entwickelten Wulst, liegt eine tiefe Ektodermleiste. Die Schwanzspitze ist leicht nach der dorsalen Seite gebogen. Der Schwanz ist entschieden in Rückbildung begriffen, doch kann man das Medullarrohr bis an seine Spitze verfolgen, und man kann sogar sehen, wie das Gewebe des äussersten Endes des Medullarrohres noch in das undifferen-



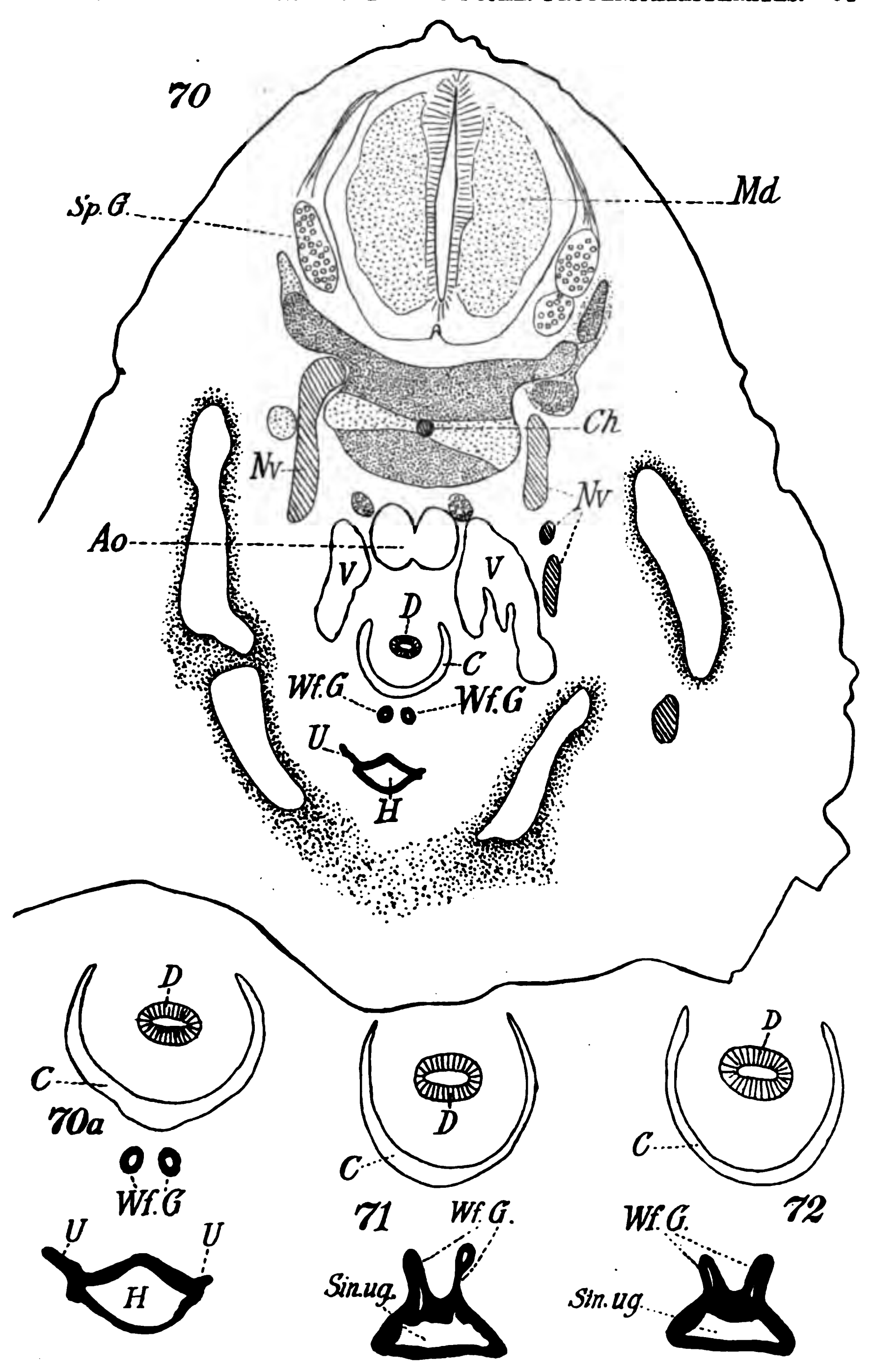
Figg. 61—69.
Schnitte durch den Embryo *Ob* 25 mal vergrössert.

zirte Gewebe der ganz rudimentären Schwanzknospe übergeht. Auf der ventralen Seite des Schwanzes fällt ein eigenthümlicher kleiner Höcker auf. Auf der Höhe dieses Höckers ist das Ektoderm verdünnt, in seinem Innern stehen die Kerne des Mesodermgewebes dicht gedrängt. Schliesslich sei erwähnt, dass ich im Gebiet des Schwanzes Zellen mit eosinophilen Granulationen gesehen habe. Der Embryo *Ob* ist, wie schon hervorgehoben, in Sagittalschnitte zerlegt worden, und eine Reihe von Abbildungen nach diesen Sagittalschnitten werden in erwünschter Weise die Anschauungen ergänzen, welche Modelle, Profilreconstructionen und Querschnitte bei anderen Embryonen ergeben haben. Textfigur 61 sehen wir die Anlage der Harnblase und des Sinus urogenitalis eben angeschnitten und erkennen im Gebiet des Sinus urogenitalis die Einmündung des einen Wolff'schen Ganges. Caudal von Harnblase und Sinus urogenitalis sehen wir das Coelom tief einschneiden und erst eine ganze Strecke caudal von der Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges in den Sinus urogenitalis aufhören. Die Wurzel des Bauchstiels, in welchem eine Art. umbilicalis angeschnitten ist, liegt dem kräftig ausgebildeten Genitalhöcker unmittelbar auf. Im ventralen Bereich des Genitalhöckers ist zwar sonst noch nichts von der Urogenitalplatte, aber wohl der etwas mehr in die Breite ausgedehnte kleine epitheliale Endhöcker derselben zu erkennen. Wenn wir an der ventralen Seite des Geschlechtshöckers über sein Gebiet hinaus dorsal gehen, treffen wir auf eine seichte Furche, den lateralen Theil der Fissura ani transversa, noch etwas weiter dorsal sehen wir die Epithelplatte, welche sich unter die Schwanzwurzel einsenkt. Der fünfte Schnitt weiter median, die Schnittdicke beträgt 10 μ (Textfigur 62), zeigt auch den Darm angeschnitten und die Urogenitalplatte in grosser Ausdehnung getroffen. Man kann erkennen, dass die Ektodermeinsenkung unter der Schwanzwurzel aus zwei Blättern besteht und sieht auf der ventralen Seite des Schwanzes den kleinen, schon erwähnten Höcker. Der nächste Schnitt giebt natürlich ein sehr ähnliches Bild, (Textfigur 63), und ebenso unterscheiden sich die in den Textfiguren 65 bis 67 dargestellten Schnitte, welche jetzt unmittelbar folgen, natürlich immer der eine nur wenig von seinem unmittelbaren Nachbar. Dennoch schien es mir wichtig, in der unmittelbaren Nähe der medianen Sagittalebene die ganze Reihe zu geben. Die geringe Ausdehnung der Urogenitalplatte kommt dabei recht gut zur Anschauung. Fig. 62 ist die Urogenitalplatte nur tangirt, und Fig. 65 geht sie wieder zu Ende. In Textfig. 64 ist die Oeffnung des Sinus urogenitalis hervorzuheben, ferner die dünne Epithelmembran, welche den Darm abschliesst. Die Textfiguren 64 bis 66 lassen die obere Grenze der Harnblasenanlage schon recht gut erkennen; diese Grenze fällt auch durch das Verhalten des Epithels auf, das gegen den Urachus hin ziemlich plötzlich an Höhe zunimmt. Etwas aus der sagittalen

Medianebene hinaus kommen wir schon mit den, in den Textfiguren 68 und 69 dargestellten Schnitten; der Darm ist hier nur noch tangirt, sein caudales Ende aber gar nicht mehr getroffen. Ueber das Gebiet der Urogenitalplatte sind wir, wie gesagt, mit der Fig. 64 hinaus. Dem feineren Bau des kleinen Höckerchens auf der ventralen Seite des Schwanzes ist Fig. 47, Taf. VII gewidmet. Diese Figur stellt die leicht dorsal gekrümmte Schwanzspitze dar. In ihr sehen wir das caudale Ende des Medullarrohres, dessen Wand an einer Stelle im dorsalen Bereich des Schwanzes dem Ektoderm dicht anliegt. Das Medullarrohr ist auf diesem Schnitt rings gegen die Umgebung abgegrenzt, geht aber in einem anliegenden Schnitt in das undifferenzirte Gewebe der Schwanzknospe über. Das Epithel an der dorsalen Seite des Schwanzes fällt gegenüber dem auf der ventralen Seite gelegenen durch den Mangel der Deckschicht auf, die auf dem Epithel der ventralen Seite des Schwanzes sehr deutlich ist. Auf der ventralen Seite des Schwanzes sehen wir deutlich einen kleinen Höcker. Das Epithel der Schwanzspitze, auf dem ich noch eine Lage von Deckzellen erkennen konnte, ist ziemlich dünn und ähnelt, abgesehen von der Deckschicht, dem Epithel auf der dorsalen Seite des Schwanzes. Auf dem Höckerchen wird das Epithel sehr dünn und geht dann in ein Epithel über, das bedeutend dicker ist als dasjenige der Schwanzspitze, wenn es auch den gleichen Aufbau zeigt. Auch hier haben wir nämlich zwei Schichten. Die grössere Dicke des Epithels beruht wesentlich auf einer besseren Entwickelung der Zellen. welche die dem Mesoderm zugekehrte Schicht bilden, doch sind auch die Zellen der Deckschicht deutlicher.

10. Embryo *H. s. Brn.* 1 meiner Sammlung (Nl. 17 mm St. Schl, 20 mm zwischen Fig. 22 und 23 der Normentafel. Alter etwa 45 bis 47 Tage, ♀).

Trotzdem ich von dem Embryo *H. s. Brn.* 1 ein Plattenmodell gearbeitet habe, will ich kurz über denselben hinweggehen. Wir sehen an ihm die Mündung der Wolff'schen Gänge von den Mündungen der Ureteren schon eine kleine Strecke getrennt. Während die Einmündungen der Ureteren in die Blasenanlage weit von einander entfernt liegen, sind die Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge in den Sinus urogenitalis dicht neben einander gelegen, wie das Textfiguren 70 und 70*a* und die Textfiguren 71 und 72 zeigen. Eine scharfe Abgrenzung der Harnblasenanlage vom Sinus urogenitalis ist noch nicht vollzogen. Der Sinus urogenitalis öffnet sich an der Basis des Genitalhöckers (natürlich ventral) Neben dem kräftigen Genitalhöcker erscheinen sehr deutliche Genitalwülste. Die Fissura ani transversa ist von dem Sinus urogenitalis durch einen ganz kurzen primitiven Damm getrennt. Eine Skizze, welche die äusseren Genitalien dieses Embryo wiedergiebt Fig. 8, Taf. IV



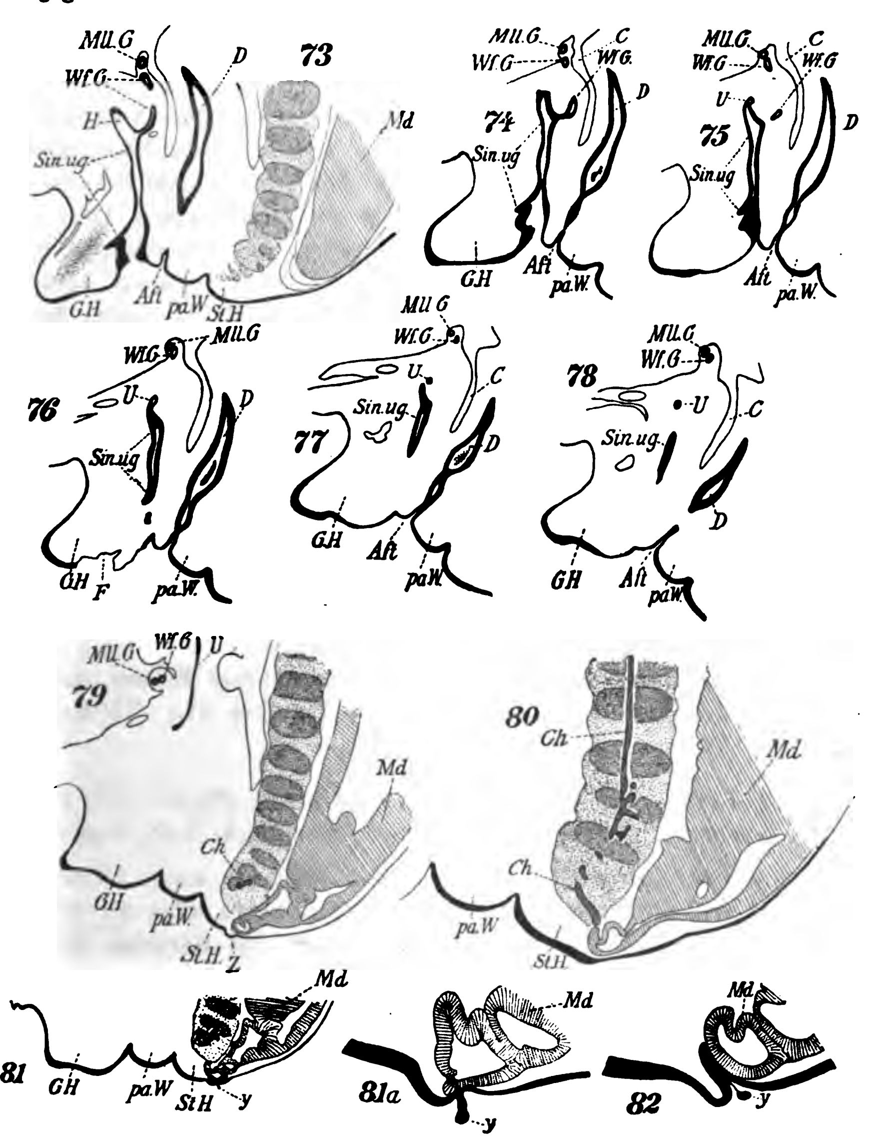
Figg. 70—72. Schnitte durch den Embryo *H. s. Brn* 1. 70 25mal, 70*a*—72 50mal vergr.

zeigt alle diese Dinge. Aus dem Modell ergiebt sich, dass der Darm dort, wo er die Epithelleiste der Fissura ani transversa erreicht, stark verdünnt ist, während er weiter cranial eine ansehnliche Erweiterung aufzuweisen hat. Der Schwanz ist in einen, wenn auch noch ziemlich weit hervorragenden Steisshöcker umgebildet. In allen diesen Dingen steht der Embryo *H. s. Brn.* 1 dem an nächster Stelle beschriebenen Embryo *FM* der His'schen Sammlung sehr nahe, bei dem diese Verhältnisse durch die Abbildung von Sagittalschnitten gut erläutert werden können.

11. Embryo *FM* der His'schen Sammlung (Nl. 17·5 mm, entsp. etwa Fig. 23 der Normentafel. Alter 47 bis 51 Tage, ♂, Sch. D. 0·02).

Embryo *FM* der His'schen Sammlung ist in Schnitte zerlegt, welche annähernd der medianen Sagittalebene parallel gehen; doch ist entweder die mediane Sagittalebene nicht so genau getroffen, dass sowohl der Genitalhöcker ventral, wie der Steisshöcker dorsal in demselben Schnitt vollständig median getroffen wären, oder, was ja auch oft genug vorkommt, die Medianebene des Genitalhöckers ist nicht ganz mit der medianen Sagittalebene des Embryo zusammengefallen. Wir verzichten darauf, die Schnitte wiederzugeben, welche das vordere Ende des Genitalhöckers median getroffen haben. Der erste dargestellte Schnitt (Textfigur 73) zeigt die Oeffnung des Sinus urogenitalis, ist also in dieser Gegend etwa in der medianen Sagittalebene; dorsal davon sehen wir einen kleinen ektodermalen Trichter, welcher der weiter cranial angeschnittenen Darmanlage entgegenragt, noch weiter dorsal eine zweite Einsenkung des Ektoderms, welche die Schwanzwurzel dorsal begrenzt. Ziemlich hoch oben sehen wir den Wolff'schen Gang in den Sinus urogenitalis einmünden. Noch weiter cranial ragt eine Falte in das Coelom vor und in ihr liegen zwei Gänge. Der auf der Kuppe der Falte gelegene Gang ist der Müller'sche Gang, der eben im Begriff ist, den noch sehr kurzen Geschlechtsstrang zu erreichen. Hinter der, den Wolff'schen und den Müller'schen Gang bergenden Falte senkt sich das Coelom tief zwischen Darm und Sinus urogenitalis ein; seine untere Grenze liegt caudal von der Einmündungsstelle der Wolff'schen Gänge. Sehr ähnlich ist der nächste Schnitt (Textfigur 74), nur ist hier schon die trichterförmige Ektodermeinsenkung in Verbindung mit dem Darm. Um Platz zu sparen, ist bei dieser Figur nur ein Theil des Schnittes dargestellt und ebenso bei einer Anzahl der folgenden. Auf den Textfiguren 75 und 76 erkennen wir die Einmündungsstelle des Ureters in die Harnblase. Ferner sind die Textfiguren 75 und 76 besonders des unteren Darmendes wegen interessant, dessen in der sagittalen Medianebene gelegene Theile hier getroffen sind. Die kurze ektodermale Darmanlage, das Proktodaeum Balfours, setzt sich gut gegen die entodermale Darmanlage ab; das Lumen beider ist noch nicht mit einander in Verbindung getreten. Wir geben von diesen

interessanten Verhältnissen noch einige Skizzen bei stärkerer Vergrösserung. In Fig. 48, Taf. VII sehen wir, dass die Hauptbestandtheile der Darmwand schon gebildet sind; deutlich tritt uns Mucosa, Ring- und Längsmusculatur entgegen.



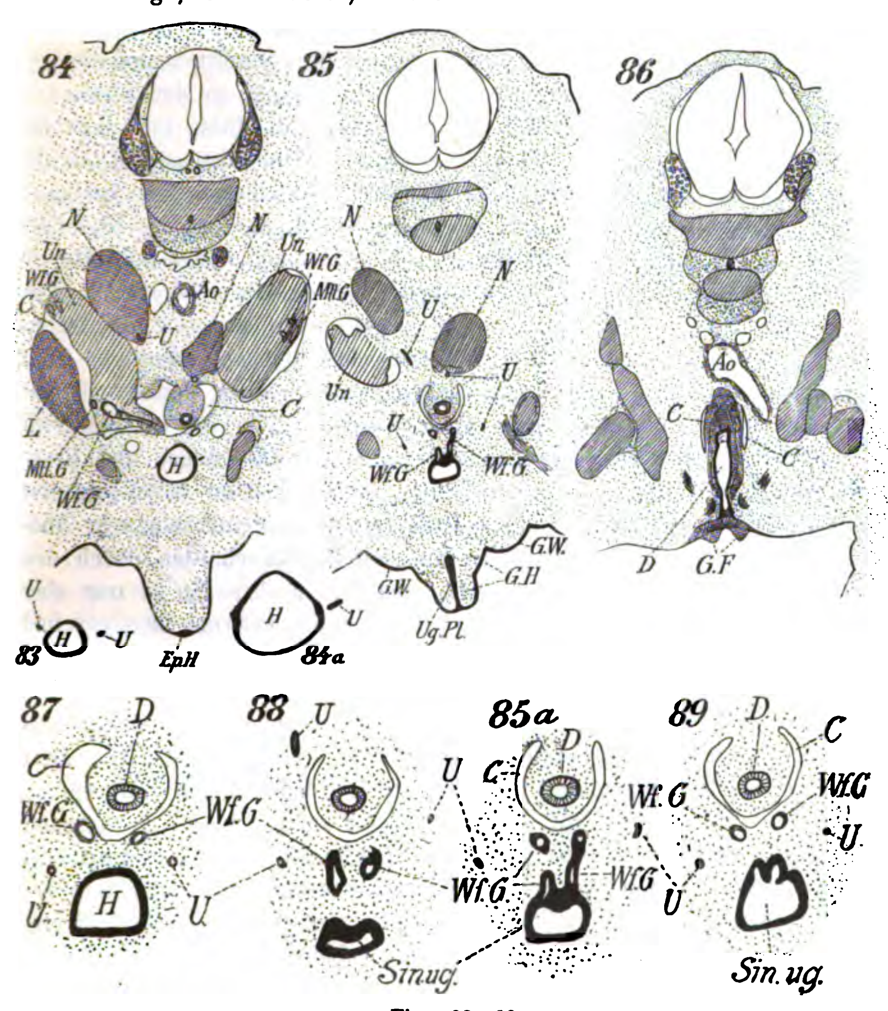
Figg. 73—82.
Schnitte durch den Embryo *FM*. Figg. 73—79 und 81 12½ mal vergrössert, Fig. 80 25 mal, Fig. 81*a* und 82 75 mal vergrössert.

Einen M. sphincter ani externus konnte ich noch nicht deutlich erkennen, wohl aber an seiner Stelle eine Zellanhäufung, die wohl sicher als seine Anlage aufzufassen ist. Das Gebiet des Entoderm geht caudal über die Muscularis des Darmes hinaus und bildet hier eine kleine Anschwellung. Dem geschlossenen Ende dieser kleinen Anschwellung sehen wir von aussen eine Ektodermeinsenkung entgegentreten, in die sich auch die platten Zellen der Deckschicht weit hinein verfolgen lassen. Gerade dies Verhalten ist dann in den Figg. 49 und 50, Taf. VII, auch bei starker Vergrösserung (150fach) dargestellt. In denTextfiguren 77 und 78 ist der Sinus urogenitalis nur gerade noch getroffen. Es sind jetzt eine Anzahl Schnitte der Reihe nicht dargestellt. Textfigur 80 zeigt nur einen kleinen Theil eines Schnittes, nämlich wesentlich den Steisshöcker, um die eigenthümlichen Wucherungen zu zeigen, welche am caudalen Ende der Chorda auftreten. Ein Bild der ganzen Gegend giebt dann Textfigur 79. In diesem Schnitt ist der Ureter auf einer langen Strecke getroffen, der Müller'sche und der Wolff'sche Gang sind in ihrer Falte quer durchschnitten. Der Geschlechtshöcker ist nur eben noch berührt, die Einkerbung hinter ihm ist die Fissura ani transversa, dann folgt der postanale Wulst und, von ihm durch eine nicht sehr tiefe Furche getrennt, der Steisshöcker. Auf der Höhe des Steisshöckers finden wir eine kleine flache Erhebung, ähnlich wie sie bei Embryo *Ob* an der ventralen Seite des Schwanzes besprochen wurde, und dicht dahinter berührt das Medullarrohr das Ektoderm. Einen Schnitt weiter finden wir (Textfigur 82, 150fach vergr.) an der entsprechenden Stelle eine Einsenkung des Ektoderms gegen das Medullarrohr und noch einen Schnitt weiter ist an dieser Stelle ein eigenthümlicher kleiner Fortsatz getroffen, wie ihn Textfigur 81 im Uebersichtsbild, Textfigur 81*a* (150fach) bei stärkerer Vergrösserung wiedergiebt.

12. Embryo *Zw* der His'schen Sammlung (Nl. 18·5 ^{mm}, Fig. 24 der Normentafel, ♂, Alter 52 bis 54 Tage; Schnittdicke 0·02, Doppelserie).

Von dem Embryo *Zw* sollen an dieser Stelle nur einige Schnitte geschildert werden. Auf den Textfiguren 83, 84 und 84*a* sehen wir die Einmündungsstelle der Ureteren in die Harnblase. Die Harnblase erscheint auf den dargestellten Schnitten ausgedehnt; wir dürfen also annehmen, dass sie bei diesem Embryo gefüllt war. Die Ureteren nähern sich ihr von der lateralen Seite. Wir erkennen in der Skizze (Textfigur 84) welche nur den medianen Theil des Schnittes wiedergiebt, die Lage der beiden Urnieren und der Nieren. An der rechten Seite des Embryo ist auch noch die Leber getroffen. Die Ureteren und die Wolff'schen Gänge sind zweimal, das eine Mal in der Nähe ihres Organes, das andere Mal in der Nähe der Blase geschnitten. Der rechte Wolff'sche Gang ist gerade an der

Stelle getroffen worden, wo er sich median wendet; in Folge dessen ist auf einem Schnitt ein grösseres Stück von ihm sichtbar geworden. Ueber den Wolff'schen Gängen finden wir dreimal die Schnitte durch die Müller'schen Gänge; nur dreimal, weil an der linken Seite der Müller'sche



Figg. 83—89.
Schnitte durch den Embryo *Zw.* Figg. 83—89. 12½mal vergr. Fig. 84*a* 32mal vergr. Figg. 85*a*, 87, 88, 89 25mal vergr.

Gang noch nicht bis in die Gegend hinabgewachsen ist, welche der Schnitt getroffen hat. Ueber der Blase ist die Anlage der Pubis jederseits sichtbar, ventral ragt der Geschlechtshöcker hervor, an seiner Spitze trägt er eine kleine Epithelwucherung und zu seinen beiden Seiten sind deutliche

Geschlechtswülste angelegt. Textfigur 83 zeigt die Blase und die Ureteren auf dem Schnitt cranial von Fig. 84; Fig. 84*a* die Blase und Ureteren desselben Schnittes stärker vergrössert. Acht Schnitte von 0·02 mm Dicke weiter (Textfigur 85) erreichen die Wolff'schen Gänge den Sinus urogenitalis Die Textfiguren 87, 88, 85 und 85*a* und Textfigur 89 (je 6, 8, 10 u. 12 Schnitte caudal von dem in Textfigur 84 dargestellten Schnitt) zeigen die Verhältnisse bei der Einmündung der Wolff'schen Gänge in den Sinus urogenitalis genauer, 85*a* und 89 nur den Darm, die Blase und ihre unmittelbare Umgebung, Fig. 85 noch einmal eine Uebersichtsskizze, an der man auch die Herausbildung einer Glans am Geschlechtsglied erkennen kann. Die Schnitte des Embryo *Zw*, welche durch das caudale Ende des Darmes gehen, sind recht interessant. Ich bilde einen dieser Schnitte im Uebersichtsbilde (Textfigur 86) und einen Theil desselben bei starker Vergrösserung Fig. 51, Taf. VII ab. Der Schnitt zeigt die ventrale Darmwand zum Theil erhalten und die Geschlechtsfalten angeschnitten. Wir sehen an dem Darm zwei Anschwellungen, eine grössere dorsal gelegene und eine kleinere darunter bezw. ventral davon. Wie die bei stärkerer Vergrösserung entworfene Zeichnung beweist, ist die Längs- und Ringmusculatur des Darmes bereits gebildet; beide Schichten hören auf der Grenze zwischen kleiner und grosser Darmerweiterung auf; ein sehr ähnliches Bild sahen wir ja auch schon auf den Sagittalschnitten durch den Embryo *FM* vergl. Fig. 48, Taf. VII. Bei dem Embryo *Zw* ist nun aber auch noch der Levator ani und der Sphincter ani externus angelegt und in der Fig. 51, Taf. VII, zur Darstellung gekommen. Ausserdem verdient das Verhalten der Mucosa des Darms Beachtung. Wir sehen an derselben zwei Schichten differenzirt, eine dem Darmepithel anliegende dichtere und eine der Muscularis zugekehrte lockerere, aber stärker entwickelte. Dort nun wo die Ringmusculatur aufhört, tritt sie dicht an das Darmepithel heran und zwischen sie und das Darmepithel kann man als Fortsetzung der Mucosa nur eine dünne Lage dicht gedrängter Zellen verfolgen, die nichts mehr von den weiter cranial ausgebildeten zwei Schichten erkennen lassen. In die Fortsetzung dieser Zellschichten weiter caudal scheinen dann auch einzelne Zellen aus der Längsschicht der Muscularis überzugehen.

Zum Schluss sei noch ein Schnitt beschrieben, der durch den Steisshöcker des Embryo *Zw* geht, und zwar gerade ventral von der Schwanzspitze. Hier findet sich eine eigenthümliche Ektodermquaste, die mit dem caudalen Ende des Medullarrohres in Verbindung steht; dicht unter dem Medullarrohr liegt die Chorda. Die Figg. 52 und 53, Taf. VII, geben dies Verhalten wieder.

13. Embryo *Lo* der His'schen Sammlung (25 mm Nl., 29 mm St. Sch. Länge, ♀, etwas weiter entwickelt als Fig. 25 der Normentafel. Alter $8^1/_2$ bis 9 Wochen. Doppelserie, Schnittdicke 25 μ).

Eine schnelle Uebersicht über die Ausführungsgänge des Urogenitalapparates des Embryo *Lo* gewährt uns die von diesem Embryo entworfene Profilconstruction Fig. 17, Taf. V. Diese Reconstruction ist bei 40facher Vergrösserung entworfen und dann auf 25fache Vergrösserung verkleinert worden. Leider waren die Schnitte bezw. die Theile jener Schnitte, welche die Glans clitoridis an ihrer ventralen Seite trafen, nicht gut erhalten, so dass hier eine Ergänzung nach einem anderen Embryo stattfinden musste. Auf der Reconstruction ist angedeutet, wie weit diese Ergänzung geht. Wenden wir uns jetzt zu der Betrachtung der Profilconstruction; wir sehen auf Fig. 17, Taf. V, den auf ihr dargestellten Theil der Harnblase ausgedehnt. Die Mündung der Ureteren liegt, wie die Reconstruction zeigt, beim Embryo *Lo* weit cranial von der Mündung der Wolff'schen Gänge. Der Geschlechtsstrang ist ziemlich lang und in ihm haben beim Embryo *Lo* auch die Müller'schen Gänge den Sinus urogenitalis erreicht. Eine freie Ausmündung der Müller'schen Gänge findet freilich nicht statt, hingegen drängen die Enden der Müller'schen Gänge die dorsale Wand des Sinus urogenitalis zu einem kräftigen Wulst, dem Müller'schen Hügel, vor, der ja auch in der Profilreconstruction deutlich hervortritt. Zu beiden Seiten des Müller'schen Hügels findet man die Mündungen der Wolff'schen Gänge. Der Sinus urogenitalis ist noch sehr lang und der Müller'sche Hügel, an dessen Stelle der Hymen entsteht, liegt so weit oben, dass man es versteht, wie der Unerfahrene (vergl. Nagel[1]) zunächst denkt, dass die

[1] Nagel sagt *Sitz.-Ber. d. Berl. Akademie*, 1889, S. 15—21: „Da, wo die vereinigten Müller'schen Gänge in den Sinus urogenitalis einmünden, bildet sich nach meinen Untersuchungen beim Menschen die Portio vaginalis und zwar bildet sich die hintere Muttermundlippe zuerst und dadurch, dass das Epithel der hinteren Wand des Sinus urogenitalis, etwas unterhalb der Einmündungsstelle der Müller'schen Gänge, in das dahinterliegende Gewebe einwuchert." . . . „Das letzte Stück der vereinigten Müller'schen Gänge wird zum Cervicalcanal und nicht, wie sonst gelehrt wird, zur Vagina; die Mündung in den Sinus urogenitalis wird zum Orificium externum uteri. Dafür, dass das unterste Stück der vereinigten Müller'schen Gänge wirklich zum Cervicalcanal wird, spricht, ganz abgesehen davon, dass man an Längsschnitten die Gestalt der hinteren Muttermundlippe deutlich erkennen kann, ferner der Umstand, dass in diesem untersten Stück das oben erwähnte hohe Cylinderepithel an mehreren Stellen sich stärker vermehrt und über das Niveau des übrigen Epithels sich erhebt. Hierdurch erhält die innere Epithelfläche, nach dem Lumen des Canales zu, ein welliges Aussehen. Diese Epithelwucherungen sind meines Erachtens die Anlage der Plicae palmatae." Von diesen Anschauungen ist dann freilich Nagel selbst zurückgekommen. Wir lesen *Sitz.-Ber. der Berliner Akademie.* 1890. S. 551: „Die Mündungs-

Vagina aus dem Sinus urogenitalis entsteht. Den Sinus urogenitalis sehen wir in die Spalte an der ventralen Seite des Genitalhöckers übergehen, welche durch Entfaltung der Lamina urogenitalis entstanden ist. Die Epithelleiste im Gebiet der Glans clitoridis und der kleine Epithelzapfen an der Spitze der Glans ist nach einem anderen Embryo ergänzt, wie das ja auch auf der Zeichnung angedeutet ist. Der Darm zeigt an seinem caudalen Ende eine beträchtliche Auftreibung, der dann noch eine kleine Erweiterung folgt. Diese Erweiterung ist abgeschlossen und verbindet sich mit dem ebenfalls blind endigenden Ektodermtrichter, welcher ihr von der Oberfläche her, entgegenragt. Der jetzt schon unbedeutende Steisshöcker ist nur durch eine geringe Epithelverdickung gegen den postanalen Wulst abgegrenzt. Das Medullarrohr reicht noch bis an die Spitze des Steisshöckers, auf dessen Höhe ein kleines quastenförmiges Anhangsgebilde kenntlich ist. Die Chorda spaltet sich an ihrem caudalen Ende. Im cranial gelegenen Theil derselben sieht man im Gebiete der Zwischenwirbel Anschwellungen, im Gebiet der Wirbelkörper Einschnürungen. Vom Scelet ist in der Profilreconstruction die Wirbelsäule und die Symphyse wiedergegeben, um dadurch die Lage des Urogenitalapparates und des Darmes dem Becken gegenüber kenntlich zu machen. Das Coelom ist in derselben Weise wiedergegeben, wie bei den anderen Profilreconstructionen. Durch einen dunkleren Ton ist das Gebiet angezeigt, welches das Coelom in der medianen Sagittalebene einnimmt, durch blassen Ton ist die Ausdehnung des Coeloms im lateralen Gebiet des Embryo angedeutet. Wir sehen, dass die Excavatio vesico-uterina noch ziemlich flach ist, dass dagegen die Excavatio recto-uterina, der „Douglas“ der Gynaekologen, weit caudalwärts reicht, und zwar bis unter das Gebiet des Müller'schen Hügels hinab. Haben wir bis dahin die Profilreconstruction betrachtet, so wollen wir uns jetzt zu der Abbildung wenden, welche nach dem Modell entworfen ist (Fig. 9, Taf. IV). Auch hier ist den Abbildungen nicht direct das Plattenmodell, sondern die Ziegler'sche Nachbildung zu Grunde gelegt. Die Modelle sind bei 40facher Vergrösserung gearbeitet, die Zeichnung ist auf eine 25fache Vergrösserung gebracht. Im Modell sind die Urogenitalorgane, der Darm, die Chorda, Wirbelsäule und Rückenmark von der linken Seite frei gelegt worden. Die Zeichnung ist so entworfen, dass man das Modell von links und zwar etwas von oben und vorn sieht. Im Gebiet der Clitoris ist ein Fenster in das Ektoderm geschnitten und das Mesoderm zum grössten Theil entfernt, so dass man das Epithel der Geschlechtsfurche sieht. An

---

stelle der Müller'schen Gänge in den Sinus urogenitalis (Canalis urogenitalis, nach Rathke) jüngerer Embryonen ist gleichwerthig mit dem Introitus vaginae älterer Embryonen und Erwachsener.

der Abbildung des Modells sind natürlich zunächst dieselben Dinge kenntlich, welche wir eben an der Profilreconstruction besprochen haben. Nur tritt alles plastischer hervor. An der cranialen Schnittfläche des Modells sehen wir in Verkürzung das Rückenmark, das rechte Spinalganglion und das rechte sympathische Ganglion und die entsprechenden Nervenstämme. Die Musculatur ist angedeutet, die langen Rückenmuskeln, ventral davon der M. quadratus lumborum und noch mehr ventral und etwas medial der M. psoas. In der Bauchwand finden wir den M. obliquus extern., den M. obliquus intern., den M. transversus abdominis, und ventral den M. rectus abdominis. In das Coelom ragt von der dorsalen Wand der Bauchhöhle der Darm mit seinem Mesenterium hinein, lateral davon liegt das vom Keimepithel überzogene Ovarium, dorsal davon die in Rückbildung begriffene Urniere und lateral von Ovarium und Urniere sehen wir in einer besonderen Falte die Querschnitte des rechten Wolff'schen und Müller'schen Ganges. Auch das caudale Ende der Leber ist dargestellt, doch ist median ein Stück der Leber durch einen scharfen Schnitt entfernt, um die Anlage des Lig. uteri rotundum sichtbar zu machen, das ja in der Zeichnung in der Gegend seiner Ansatzstelle an der den Müller'schen und Wolff'schen Gang bergenden Falte sichtbar ist. Da diese Stelle die Grenze zwischen Uterus und Tuben bezeichnet, hat der Embryo *Lo* noch einen Uterus bicornis.[1] Eine Scizze nach dem Ziegler'schen Modell mag auch zeigen, in welchem Entwickelungszustande die äusseren Genitalien bei dem Embryo *Lo* waren. Die Oberfläche des Ziegler'schen Modells ist unter Zugrundelegung des Plattenmodells mit Zuhülfenahme eines noch unzerlegten Embryo des gleichen Stadiums entworfen. Wir sehen den After deutlich von der Oeffnung des Sinus urogenitalis getrennt und im Begriff aus der transversalen Spalte oder Rinne in eine sagittal gestellte Rinne überzugehen. Die beiden Geschlechtswülste sind kräftig entwickelt, ebenso der Geschlechtshöcker, an dessen Spitze sich die Eichel abhebt.

[1] Kussmaul sagt darüber in seinem Buch „von dem Mangel, der Verkümmerung und Verdoppelung der Gebärmutter“ (1859), S. 5: „Während (jedoch) die Eileiter zeitlebens doppelt bleiben, werden Scheide und Gebärmutter durch eine von unten nach oben vorschreitende Verschmelzung der genannten Röhren in der grossen Mehrzahl der Fälle beim Menschen einfach. Der Ort, bis zu welchem aufwärts die Verschmelzung zu geschehen pflegt, wird durch den Abgangspunkt der Hunter'schen Bänder, der späteren runden Mutterbänder, bestimmt. Diese Stelle bezeichnet zugleich unter allen Umständen bei Menschen und Thieren die Grenze, wo die Gebärmutterhörner enden und in die Eileiter übergehen. Auch in diesem Sinne darf somit das Hunter'sche Band ein Leitband genannt werden. Da sein Abgangspunkt jeder Zeit dem Endstücke des Gebärmutterhornes derjenigen Seite, welcher es angehört, entspricht, so leitet es uns vortrefflich in allen jenen zweifelhaften Fällen, wo es sich um die Entscheidung handelt, was als Gebärmutterhorn und was als Eileiter anzusehen sei.“

Um die Einmündungsweise der Ureteren in die Harnblasen und die der Wolff'schen Gänge in den Sinus urogenitalis genauer festzustellen, wurde der untere Theil der Harnblase und der sich daranschliessende Abschnitt der Harnröhre und des Sinus urogenitalis auch noch bei stärkerer Vergrösserung (120fach) modellirt. An diesen Modellen musste ferner das Verhalten der Müller'schen Gänge dem Sinus urogenitalis gegenüber klar gelegt werden und auch untersucht werden, ob das caudale Ende der Harnblase bereits gegen die Harnröhre deutlich abgegrenzt sei. Die Modelle ergeben in der That erwünschte Aufschlüsse. Fig. 11*a*, Taf. IV zeigt eines dieser Modelle von vorn und etwas von links. (In der Zeichnung ist die Vergrösserung 50 gewählt worden, um eine leichte Vergleichung mit den anderen Abbildungen zu ermöglichen.) Wir sehen, dass die Harnröhrenanlage gegen die Anlage der Blase durch eine, wenn auch schwache, so doch ganz deutliche Einschnürung abgesetzt ist; die Anlage der Harnröhre ist ausserdem durch eine Leiste in der Mitte ihrer ventralen Fläche ausgezeichnet, die an der Grenze gegen die Blase aufhört. In die ventrale Wand der Blase und den angrenzenden Theil der Harnröhre und des Sinus urogenitalis ist ein Fenster geschnitten, durch das man auf den Müller'schen Hügel und die Mündung des linken Wolff'schen Ganges sieht. Von den Ureteren, den Wolff'schen und Müller'schen Gängen ist natürlich bei dieser Ansicht des Modelles wenig zu erblicken. Immerhin bemerkt man, wie sich die Müller'schen Gänge caudal im Geschlechtsstrang zwischen die Wolff'schen Gänge einfügen, und wie sie dort miteinander zu verschmelzen beginnen. Fig. 11*b*, Taf. IV, zeigt das gleiche Modell in gleicher (50facher) Vergrösserung von links und hinten. Man sieht die beiden Einmündungen der Ureteren. Man sieht ferner ein deutlich ausgebildetes Trigonum vesicae (Lieutaudi), dessen Basis durch die eben beschriebenen Einmündungsstellen der Ureteren in die Blase gegeben ist, und dessen Spitze caudal sieht und sich gegen die Grenze von Harnblase und Harnröhre verliert. Das Lumen der Blase — ich erinnere daran, dass in all diesen Modellen die Epithelauskleidung der Organe freigelegt ist — ist im Bereich dieses Dreiecks nach hinten vorgewulstet, so dass man es von aussen in dem Modell als erhabenen Wulst erkennt. Dem gegenüber erscheint das Epithel entsprechend der ventralen Vorwölbung des Müller'schen Hügels in den Sinus urogenitalis eingebuchtet, und in diese Bucht hinein begeben sich die Müller'schen Gänge, neben dieser Vertiefung münden die Wolff'schen Gänge. An den Müller'schen Gängen erkennt man an der Fig. 11*b*, Taf. IV ferner, dass sie bald nach ihrer Aneinanderlagerung im Geschlechtsstrange mit einander verschmelzen, und dass sie dann eine Strecke weiter unten wieder getrennt sind. Auch das sieht man,

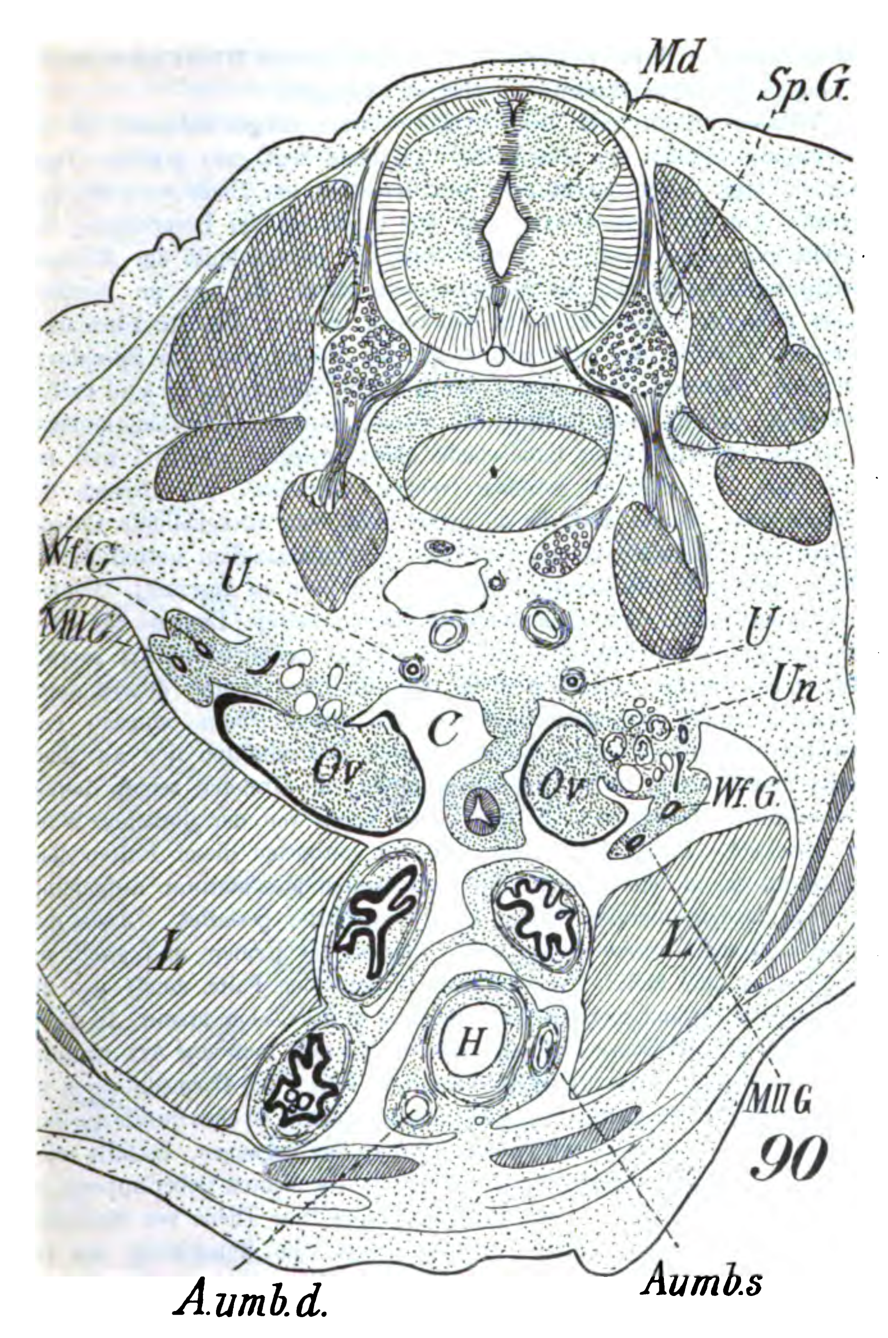


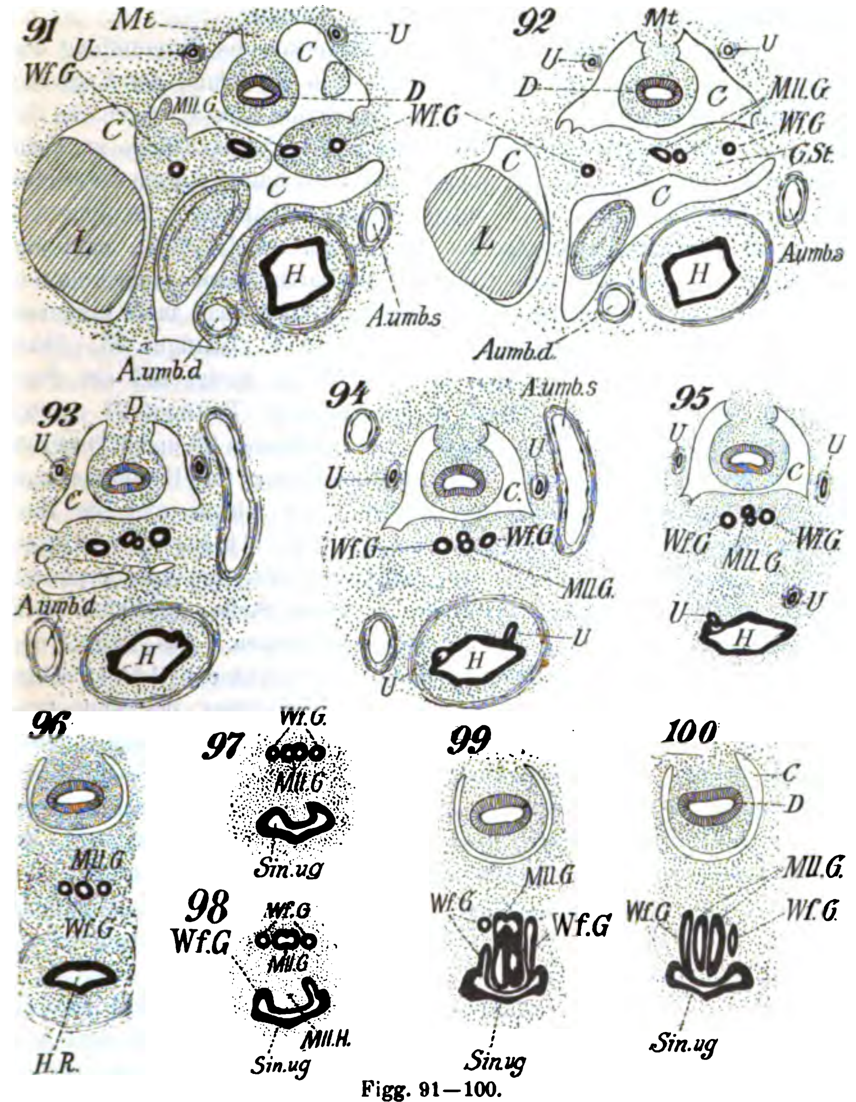
Fig. 90.
Schnitt durch den Embryo *Lo* 25 mal vergrössert.

dass sie kurz vor ihrem caudalen Ende ebenso wie die Wolff'schen Gänge in ziemlich scharfem Winkel ventralwärts umbiegen.

Wenden wir uns nun noch zur Betrachtung einiger Schnitte, so sei der cranialste Schnitt, der dem Modell zu Grunde liegt, ganz gegeben (Textfigur 90, Vergr. 25fach), von anderen Schnitten sollen nur Theile berücksichtigt werden. Auf der Figur erkennen wir die schon bei der Besprechung des Modells genannten Muskeln. Dorsal liegt der Durchschnitt der Rückenmarksanlage, das Lumen des Medullarrohres sehen wir hier im dorsalen Theile obliteriren und sich so in den Canal. central. des Rückenmarkes umbilden. Rechts und links entspringt vom Rückenmark ein Spinalnerv mit seiner ventralen und dorsalen Wurzel. Die Spinalganglien sind kräftig entwickelt. Ventral vom Rückenmark erkennt man die Wirbelsäulenanlage. Es ist hier ein Theil einer Bandscheibe (dorsal gelegen, punktirt) und ein Theil eines Wirbelkörpers getroffen (ventral, schraffirt). Im Bereich des Wirbelkörpers erkennt man die an dieser Stelle sehr rückgebildete Chorda. Ventral vom Wirbelkörper ist jederseits ein Spinalganglion getroffen, das linke in grösserer Ausdehnung, das rechte nur eben im Anschnitt. Ventral wieder vom rechten Spinalganglion liegt das gewaltige Lumen der Vena cava inferior. Dicht links von ihr (in der Figur rechts) ist die Art. sacralis media quer getroffen, ventral von ihr die Art. iliaca comm. dextra, deren Querschnitt links der Querschnitt der Art. iliaca comm. sinistra entspricht. Ventral und etwas lateral von den Querschnitten der Aa. iliaca comm. finden wir je einen Ureter geschnitten; die Ureteren zeigen bereits eine deutliche Muscularis. In das Coelom ragen von der dorsalen Wand der Bauchhöhle drei Falten hinein. In der mittelsten dieser Falten liegt der Darm, der an einem recht gut entwickelten Mesenterium aufgehängt ist. Die beiden lateralen Falten sind complicirter gestaltet. Jede derselben setzt sich zusammen aus dem Ovarium, der Urniere und einer den Wolff'schen und Müller'schen Gang enthaltenden Falte. Auch von der ventralen Bauchwand ragt eine Falte mächtig in das Coelom hinein. In dieser Falte liegt die Harnblase und jederseits von ihr sieht man eine Art. umbilic. Im Gebiete des Coeloms finden wir sodann die Leber und Darmschlingen getroffen. Die Leber erscheint in zwei Theilen, der Schnitt ist eben durch die caudalen Theile des rechten und linken Leberlappens gegangen. Es fällt sofort in's Auge, wie viel mächtiger der Durchschnitt des rechten Leberlappens ist.

Wir kommen jetzt zu den Figuren, welche nur Theile von Schnitten wiedergeben. In den Figg. 91 und 92 kommt die Entstehung des Geschlechtsstranges zur Darstellung. Auf Textfigur 91 sind die beiden Falten, welche die Wolff'schen und Müller'schen Gänge enthalten, noch nicht vereinigt, doch haben sie sich einander von den lateralen Seiten des Coeloms her ausserordentlich genähert. In Fig. 92, zwei Schnitte später, ist die

Vereinigung beider Falten erfolgt, doch haben die beiden Müller'schen Gänge ihre Selbständigkeit noch behalten. Das Coelom ist durch den eben geschilderten Vorgang in einen dorsalen und in einen ventralen Abschnitt



Figg. 91—100.

Schnitte durch den Embryo *Lo.* 25 mal vergrössert.

zerlegt, auch lateral finden wir noch einen abgetrennten Theil des Coeloms mit dem caudalen Ende der Leber. Die Trennung dieses lateralen Coelomabschnittes von dem ventralen Theil des medianen Coeloms wird durch

eine Substanzbrücke gebildet, welche der Anlage des Lig. uteri rotundum entspricht. Die Textfiguren 93, 94, 95, je durch einen Schnitt von 0·25 mm getrennt, geben die Verschmelzung der Müller'schen Gänge und die Lage dieser Gänge kurz vor der Verschmelzung zu einander.

Zu gleicher Zeit sieht man auf diesen Schnitten die Einmündung der Ureteren in die Blase. In Textfigur 93 ist eben der Grund der Excavatio rectouterina noch gestreift, die Einmündungsstellen der Ureteren in die Blase sind schon kenntlich. Die Lage der Müller'schen Gänge ist nicht symmetrisch, vielmehr liegt der rechte weiter nach hinten. Auch die beiden folgenden Figuren zeigen ganz entsprechende Verhältnisse. In dem Abschnitt des Geschlechtsstranges, der nun weiter caudal folgt, sind die Müller'schen Gänge zu einem Gang mit unpaarem Lumen verschmolzen, an dem man die Art der Betheiligung beider Gänge nicht mehr erkennen kann. Wie hier die Dinge liegen, zeigt uns z. B. Textfigur 96. Noch weiter caudal sind dann die Müller'schen Gänge wieder auf ein Paar Schnitten getrennt, um von Neuem zu verschmelzen (Textfigur 97 u. 98). Hier liegen sie durchaus symmetrisch. Die Textfiguren 99 und 100 zeigen dann die getrennten Enden der Müller'schen Gänge, ihre Beziehung zum Sinus urogenitalis, die Bildung des Müller'schen Hügels und die Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge. Die Müller'schen Gänge erreichen das Epithel des Sinus urogenitalis eben erst, und man kann das Epithel, welches den Sinus urogenitalis an dieser Stelle auskleidet, noch von dem Epithel der Müller'schen Gänge abgrenzen. Das Epithel des Sinus urogenitalis ist hier, wie überhaupt im Gebiet des Müller'schen Hügels, im Vergleich zu der übrigen Epithelauskleidung des Sinus urogenitalis sehr dünn. Es besteht nur aus einer einfachen Lage kleiner cubischer Zellen. Das Mesodermgewebe ist in dem Bezirk des Müller'schen Hügels wie zusammengedrängt; seine Kerne stehen auffallend dicht und das Gewebe nimmt durch das Carmin eine intensive Färbung an. Zu beiden Seiten des Müller'schen Hügels sind natürlich auch auf den Schnitten die Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge kenntlich. Fig. 54, Taf. VII giebt diese Verhältnisse bei stärkerer Vergrösserung (120fach) wieder.

Schliesslich wollen wir auch noch dem caudalen Darmende des Embryo *Lo* unsere Aufmerksamkeit zuwenden. Die Fig. 55, Taf. VII giebt uns von den in dieser Region obwaltenden Verhältnissen eine Vorstellung. Es ist in dieser Figur nur ein kleiner Theil des in Frage kommenden Schnittes bei 100facher Vergrösserung wiedergegeben. Wir sehen die Aftergrube, in welche sich die Deckschicht des Ektoderms fortsetzt. Es folgt weiter cranial eine kleine Anschwellung des Darmrohres, die aber mit der Aftergrube noch nicht in offener Verbindung steht. Die Grenze zwischen Ekto-

derm und Entoderm tritt ziemlich deutlich hervor. Auf die kleine Anschwellung des entodermalen Enddarmrohres folgt cranial eine stark ausgebildete Anschwellung, wie sie ja an den Zeichnungen nach den Modellen und auf der Profilreconstruction klar genug zur Darstellung kommt. Ich habe den Schnitt hauptsächlich deswegen wiedergegeben, weil man an ihm auch die Anlagen der Darmmusculatur und das Verhalten dieser Anlagen zur Gestaltung des Darmes erkennt. Wir sehen unter dem Epithel des Darmes eine durch dichtgestellte Kerne auffallende Schicht Bindegewebe; dann folgt eine viel breitere Schicht lockerer angeordneten Bindegewebes. Ich will es, weil ich ältere Stadien daraufhin nicht untersucht habe, unentschieden sein lassen, ob wir es hier mit den Anlagen der Tunica propria und der Tunica submucosa der Darmwand zu thun haben. Jedenfalls findet man an der Grenze beider Schichten Zellzüge, welche, wenn man die Deutung, auf welche ich erst hinwies, annehmen will, als Anlage einer Muscularis mucosae ansprechen könnte. Dem Bindegewebe, welches in mächtiger Schicht das Epithelrohr des Darmes umgiebt, folgt die deutlich entwickelte Muscularis mit der innen gelegenen Ringfaserschicht und den aussen verlaufenden Längsfasern. Verfolgen wir nun die eben geschilderten Schichten weiter caudal. Wir sehen dann, wie die Bindegewebslage, welche das Epithelrohr des Darmes umgiebt, mit dem Beginn der kleinen caudalen Anschwellung des Endothelrohres an Mächtigkeit abnimmt und auf der Höhe dieser kleinen Anschwellung die gesammte Bindegewebslage kaum den Durchmesser aufweist, welchen weiter cranial die innere dichtere Schicht hatte. Da hier nun die Zellen auch dicht stehen, bekommt man den Eindruck, als wenn es nur diese innere Schicht wäre, welche sich hierhin fortsetzt, und als ob die mächtige äussere Lage des Bindegewebes hier ganz aufgehört hat. Da aber an dieser Stelle zwischen beiden Schichten keine scharfe Grenze existirt, ist man kaum berechtigt die Sache so darzustellen. Auffallend scharf hört im gleichen Niveau auf der Höhe der kleinen caudalen Anschwellung des Darmes die Ringfaserschicht der Muscularis auf, und man kann wohl schon von der Anlage einer Musc. sphincter ani internus sprechen.

Anders verhält sich die äussere longitudinal ziehende Schicht der Muscularis des Darmes, die zwar auf gleicher Höhe ihr Ende erreicht, bei der man aber caudal keine scharfe Grenze erkennen kann. Deutlich kenntlich und verhältnissmässig ziemlich mächtig ist die Anlage des M. sphincter ani externus. Die craniale Grenze dieses Muskels beginnt eben da, wo die Muscularis des Darmes ihr Ende nimmt, also auf der Höhe der kleinen caudalen Entodermanschwellung. An der rechten Seite der Figur sieht man den Nerv in die Anlage des Sphincter ani externus eindringen. Von dem Epithel des Darmes ist der M. sphincter ani externus durch

eine ziemlich schwache Schicht von Bindegewebe getrennt, die sowohl mit dem Bindegewebe, das weiter cranial der Darm umgiebt, zusammenhängt, als auch mit der Longitudinalschicht der Muscularis, von der aus sich Zellzüge in sie hinein verfolgen lassen.

Die Cloake des Menschen und ihre Schicksale.

Bevor wir über die Cloake des Menschen und ihre Schicksale berichten, wollen wir uns zunächst darüber klar werden, was wir beim menschlichen Embryo unter Cloake zu verstehen haben, und ebenso müssen die Begriffe Allantois bezw. Allantoisgang, Harnblase, Urachus, Sinus urogenitalis und Harnröhre festgestellt werden.

Wenden wir uns zunächst zur Cloake. Ich sehe davon ab, eine historisch-philologische Untersuchung über die Nomenclatur anzustellen, da schon ältere Autoren sich in dieser Frage widersprechen und bei der Lage der Sache auf diesem Wege eine Entscheidung kaum zu erhoffen ist. Wie soll man sich auch über die Namen einigen, so lange man über die Thatsachen noch streitet. Entsprechend dem Gesichtspunkt, welchen ich in meiner Arbeit über den Schwanz des menschlichen Embryo über die Definition des Schwanzes[1] aufgestellt habe, wird, wo bei entwickelungsgeschichtlichen Fragen die Nomenclatur Schwierigkeiten macht, die vergleichende Anatomie zu Hülfe zu rufen sein. Die vergleichende Anatomie nun nennt den Endabschnitt des Darmcanals, in den sowohl das eigentliche Darmrohr, als auch die Ausführungswege des Urogenitalapparates direct oder indirect einmünden, Cloake. Ich werde also beim menschlichen Embryo einen Raum, in den ventral der Allantoisgang, dorsal der Darm mündet, als Cloake bezeichnen. Es ist dabei gleichgültig, ob dieser Raum frei nach aussen mündet, oder ob er durch eine provisorische Membran geschlossen ist, wie ich das schon an anderer Stelle[2] auseinandergesetzt habe. Einen solchen Raum haben wir beim Menschen, in stärkster Ausprägung z. B. beim Embryo *EB.* Dieser Raum ist ventral durch die Cloakenmembran geschlossen, die aus dem Endabschnitt des Primitivstreifs hervorgeht. In ihrem oberen Abschnitt liegt diese Cloakenmembran in einer von zwei Furchen umsäumten flachen Rinne. Ob diese flache Rinne der Cloake zuzurechnen ist, bleibt fraglich; rechnet man sie der Cloake zu, so hätte man beim Embryo *EB.* wenigstens die Andeutung einer ektodermalen Cloake. Es würde dann die Gesammtcloake zerfallen in eine sehr grosse entodermale

---

[1] *Dies Archiv.* 1891.

[2] *Anatomischer Anzeiger.* 1893.

Cloake und in eine sehr geringe, nur im cranialen Gebiet der Cloakenmembran ausgebildete, ektodermale Cloake; zwischen beiden würde die Cloakenmembran, welche in unserem Stadium aus einer dünnen ektodermalen und einer sehr viel stärkeren entodermalen Lamelle zusammengesetzt ist, die Grenze bilden. Der Mensch hat also in frühen embryonalen Stadien, wie das ja durch His übrigens lange, und wie mir scheint unwiderleglich, dargethan ist, eine ausgedehnte entodermale Cloake. Unentschieden will ich es lassen, ob man die eben beschriebene flache Rinne als Anlage einer ektodermalen Cloake auffassen darf, mir ist das recht fraglich, da diese Bildung, wie wir sehen werden, später wieder verschwindet. Bevor wir nach dieser Feststellung nun aber zur Besprechung der weiteren Schicksale der Cloake übergehen, müssen wir feststellen, dass auch die Nomenclatur der Organe, welche da in Frage kommen, schwankend ist. Wir müssen uns, wie schon hervorgehoben, darüber klar werden, was wir unter Allantois, bezw. Allantoisgang, Urachus, Harnblase, was unter Harnröhre und Sinus urogenitalis zu verstehen haben, bezw. wie wir diese Gebilde von einander abgrenzen müssen. Um zu zeigen, wie wesentliche Differenzen hier vorliegen, möchte ich einige Darstellungen citiren, von denen die älteren jedenfalls für ihre Zeit als maassgebender Ausdruck der herrschenden Meinung gelten können. In Bischoff's Entwickelungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen (Leipzig 1842) lesen wir S. 372: „Der innerhalb (des Embryo) gelegene Theil (der Allantois) hat dann (nach Bildung der Bauchdecken) anfangs eine länglich cylindrische Gestalt und zieht sich vom Darm bis zum Nabel hin. Allein auch von diesem entwickelt sich nur das untere Stück weiter, dehnt sich aus, verdickt seine Wandungen, lässt später eine innere Muskel- und Schleimhaut unterscheiden, kurz wird zur Harnblase. Das obere Stück bleibt eng, die Harnblase läuft in dasselbe spitz über und wird nun Harngang oder Urachus genannt, der zwar häufig bis zur Geburt noch bis zum Nabel und selbst noch etwas durch diesen hindurch hohl bleibt, sich dann aber gänzlich schliesst, und nur noch einen von dem Grunde der Harnblase nach dem Nabel verlaufenden Strang darstellt. In diesem Entwickelungsgange der Harnblase, sowie in der Ausbildung des Beckens, liegt es begründet, dass sie anfangs ausserhalb der Beckenhöhle liegt, und sich erst allmählich mehr in dieselbe hineinzieht. Da nun die Harnblase ferner in früher Zeit mit dem Darme in Verbindung steht, und also hier nach unten mit diesem ein gemeinschaftliches Endstück hat, die keimbereitenden Genitalien aber in erstere münden, so kann man mit Recht sagen, dass der Foetus des Menschen und aller Säugethiere anfangs eine Cloake besitzt, wie sie bei der grössten Zahl der Wirbelthiere bleibend sich findet. Sehr bald indessen sieht man, dass sich Allantois oder Harnblase bei den meisten Säugethieren und dem Menschen vom Darme sondert. Sie

scheidet sich so von demselben, dass sie ihren besonderen, vor dem Darme liegenden Ausführungsgang und ihre besondere Oeffnung nach aussen erhält, welche dann von der Mündung des Darmes durch den zukünftigen Damm, Perinaeum geschieden ist. Die Art und Weise wie diese Scheidung erfolgt, ist nicht recht bestimmt ermittelt.“ .... „Wir erhalten nun dadurch vor dem Darme einen gemeinschaftlichen Ausgang für Harn und Geschlechtsorgane, welchen J. Müller Sinus urogenitalis, Valentin Canalis urogenitalis nennt.“

In dieser Darstellung ist hervorzuheben, dass Bischoff die Harnblase aus dem unteren Theil der Allantois entstehen lässt, und dass nach ihm die keimbereitenden Genitalien in die Anlage der Harnblase einmünden sollen.

Auffallend ist auch, dass Allantois geradezu synonym mit Harnblase gebraucht wird. Ob der Sinus urogenitalis von der Cloake abstamme, wie Rathke will, oder ob die Harnblase und der Darm dadurch ihre gesonderten Auswege erhalten, dass die Cloake bis zur Vereinigung beider Anlagen verschwinde, wie das Valentin lehrt, lässt Bischoff unentschieden, doch neigt er sich Valentin zu. In vieler Beziehung ähnlich ist auch noch der Standpunkt, den Kölliker in seinem Grundriss (2. Aufl., 1884) vertritt, wenn freilich auch Kölliker sich bestimmt auf die Rathke'sche Seite stellt. Wir lesen S. 411: „Zu den ersteren (den Harnorganen) gehört die Urniere (Primordialniere oder Wolff'scher Körper) mit ihrem Ausführungsgange, dem Wolff'schen Gange, welcher in den Theil der Allantois oder des Harnsackes mündet, der im Leib des Embryo gelegen, anfangs den Namen Harngang, Urachus führt. Dieser Urachus mündet in den Theil des Enddarmes der die Cloake heisst, später jedoch in zwei Theile sich trennt, von denen der vordere unter dem Namen Canalis oder Sinus urogenitalis eine besondere Ausmündung des Harn- und Geschlechtsapparates darstellt.“ S. 418: „Die Harnblase entsteht aus dem Urachus dem Stiele der Allantois.“ S. 437: „In der vierten Woche bemerkt man nahe am hinteren Leibesende eine einfache Oeffnung, welche die gemeinsame Mündung des Darmes und des Urachus oder der späteren Harnblase darstellt, in welche auch die Urnierengänge einmünden, und die aus diesem Grunde als Cloakenmündung bezeichnet wird, indem der letzte Abschnitt des Darmes nach Vereinigung mit dem Urachus die Cloake heisst.“ Also auch nach Kölliker entsteht die Harnblase aus dem Urachus, dem Stiel der Allantois, doch lässt Kölliker wenigstens den Sinus urogenitalis mit Sicherheit aus der Cloake hervorgehen. Man kann die Kölliker'sche Nomenclatur vielleicht kurz so praecisiren. Die Allantois zerfällt in einen ausserembryonalen Theil und einen im Körper des Embryo gelegenen Theil, den Allantoisstiel oder Urachus im weiteren Sinne. Aus diesem Allantoisstiel

entsteht die Harnblase und der Urachus im engeren Sinne; der Sinus urogenitalis entsteht aus dem ventralen Theil der Cloake, deren dorsaler Theil zum Endstück des Darmes wird. Hervorzuheben ist, dass Kölliker von einer Cloakenöffnung spricht, trotzdem wir sehen werden, dass eine solche beim Menschen (und bei Säugern) nicht existirt.

Bedeutungsvoll für unsere Fragen ist auch die grosse Monographie von Mihalcowics[1] geworden, obwohl sie, wie ein Vergleich mit meiner Darstellung ergiebt, von dem richtigen Wege, auf dem schon ältere Autoren waren, weit abführte. Mihalcowics sagt, S. 309 a. a. O. indem er sich auf Fig. 52 seiner Taf. VI bezieht:[2] „In der Concavitat der Krümmung liegt die Cloake (*cl.*), in welche oben und ventralwärts der 0·23 mm weite Wurzeltheil der Allantois (*s*), dahinter dorsalwärts der bedeutend engere Enddarm (*r*) einmündet. Die Cloake setzt sich ventralwärts eine kurze Strecke in den Schwanztheil des Embryo hinein in einem blinden Fortsatz (*ic*) fort, den man Schwanzdarm nennt (Pars caudalis intestini, Koelliker a. a. O. S. 844; Pars postanalis intestini, Balfour), und von dem Koelliker behauptet, dass er bei Kaninchen ganz verschwindet. Ich glaube aber, dass aus den Resten des Schwanzdarmes der Endtheil des Mastdarmes entsteht, denn über der blinden Spitze des Schwanzdarmes liegt jener Schlusstheil der Leibeswand (*Acl*), der sich von der Wurzel der Allantois zum Schwanzfortsatz erstreckt, und der nachher zur Bildung der Afteröffnung durchbrochen wird. Beim Vogel nannte Gasser diese Stelle (*Acl*) den Cloakenhöcker, bei Säugethieren kann man sie passender Aftermembran (bei Vögeln: „Cloakenmembran") nennen, weil sie die Gegend der Afteröffnung nach aussen zu membranartig abschliesst. Sie ist an unserem Embryo 0·055 mm dick und besteht aus den Derivaten aller drei Keimblätter. — Die Allantois erhebt sich aus der Concavität der Schwanzkrümmung bis zu einer Höhe von 1·125 mm, hat dicke Wände, die in ihrem mittleren Theil etwas eingeschnürt sind: der obere blasenförmige Theil (*all*) ist die Anlage der Harnblase sammt dem Urachus, der untere engere canalförmige Abschnitt (*s*) wird zum Urogenitalcanal." Ferner lesen wir bei Mihalcowics: „Diese Scheidewand zwischen dem Urogenitalcanal und dem Darm entstand theilweise durch Verlängerung der vorhin erwähnten mittleren Dammfalte, an die sich distalwärts zwei laterale Falten, die seitlichen Perinealfalten, angeschlossen haben. Dadurch wurde

[1] Mihalcowics, Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. *Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie*, II. 1885.

[2] Es handelt sich um Kaninchenembryonen von 9 bis 10 mm.

zugleich die ursprüngliche Oeffnung des Enddarms bis in die Gegend des Schwanzdarmes vorgeschoben (bis *ic*). — Während der Verlängerung der mittleren Dammfalte wurde der Hohlraum der Cloake (*cl*) zur Bildung bezw. Verlängerung des Mastdarms verbraucht. Es ist die Rathke'sche Ansicht,[1] wonach die Cloake durch die Entwickelung des Dammes in zwei Räume getheilt wird, wovon der vordere zum Sinus urogenitalis, der hintere zum Mastdarm wird, nicht ganz zutreffend, denn die ganze Cloake wird während des Vorwachsens der mittleren Dammfalte in die Bildung bezw. Verlängerung des Enddarmes hereingezogen, und die Aftermündung entsteht aus dem Rest des Schwanzdarmes, nach Durchbruch der Aftermembran. Hingegen entstand die Mündung des Urogenitalcanals (fissura urogenitalis) einzig und allein aus dem Endtheil der Allantois, aus jener Stelle, die ursprünglich über der Cloake lag und frei in diesen (?) hineinmündete, — die Cloake hat an der Bildung des Urogenitalcanales gar keinen Antheil."

An Mihalcowics schliesst sich Minot an. Minot sagt in seinem Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen (deutsch von Kästner) Leipzig 1894, S. 526: „Der Theil der Allantois, welcher innerhalb des embryonalen Körpers liegt und vom After bis zum Nabel reicht, wird zur Harnblase. Wir haben bereits erwähnt, dass sich bei Säugethieren die Ureteren sehr früh vollständig von den Wolff'schen Gängen trennen und schliesslich im Hals der Allantois münden. Die Erweiterung des embryonalen Theiles der Allantois zu einer spindelförmigen Blase beginnt beim Menschen während des zweiten Monats: das eine Ende der Blase steht mit dem Afterende des Eingeweiderohres in Verbindung, während das andere sich verschmächtigt und in den sogenannten Urachus ausläuft; der Hohlraum der Blase setzt sich Anfangs in den Urachus fort, später aber zu einem Zeitpunkt, der noch nicht sicher festgesetzt ist, verschwindet der Hohlraum des Urachus . . ." „Nach Obliteration des Urachus wird der Rest der Blase zur Harnblase . . ." „Neuerdings haben Retterer und Keibel von Neuem die alte Auffassung von Rathke vertreten, nach welcher die Harnblase eine Ausbuchtung der Cloake darstellt, welch letztere sich frühzeitig in einen dorsalen oder Darmabschnitt und in einen ventralen oder Allantoisabschnitt theilen soll. Diese Eintheilung der Cloake halte ich für willkürlich, denn die Allantois ist auf jeden Fall eine Verlängerung des Entodermrohres, und weder Retterer noch Keibel liefern den Beweis, dass in der Cloake eine echte Scheidewand auftritt". Auch in der Auf-

[1] *Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Thiere.* 1832. Sp. I. S. 57.

fassung des Sinus urogenitalis folgt Minot der Monographie von Mihalcowics: „Die Allantois bildet", sagt Minot, „die directe Fortsetzung des Eingeweiderohres, und die Urogenitalgänge münden in den Allantoistheil desselben, d. h. in denjenigen Theil des Eingeweiderohres, der ventral vom zukünftigen Anus liegt. Nachdem sich der Anus entwickelt hat, findet sich ein Endabschnitt, die sogenannte Cloake, in welchen einerseits der eigentliche Darmcanal und andererseits der Allantoiscanal münden. Der grösste Theil der Allantois erweitert sich zur Harnblase, zwischen Harnblase und Cloake bleibt jedoch der Allantoiscanal enger; in diesen engeren Abschnitt münden die Müller'schen Gänge; die Strecke des Allantoisganges zwischen der eigentlichen Harnblase und der Mündung der Müller'schen Gänge ist die Urethra im engeren Sinne, während der Abschnitt des Allantoiscanales jenseits von der Mündung der Müller'schen Gänge von Johannes Müller den Namen Sinus urogenitalis empfangen hat. Die Urethra des Weibes entspricht der soeben definirten Urethra im engeren Sinne, die des Mannes besteht ausserdem noch aus dem Sinus urogenitalis. Bis zur 14. Woche findet sich beim menschlichen Embryo ein Stadium, welches man als Monotremenstadium bezeichnen kann; es ist charakterisirt durch das Vorhandensein einer einzigen Oeffnung der Cloakenöffnung, durch welche Excremente, Harn und Geschlechtsproducte entleert werden; das Stadium findet sich dauernd bei allen Wirbelthieren, die nicht zu den Säugethieren gehören und bei den Monotremen, nicht aber bei den placentalen Säugethieren. Die Letzeren zeigen einen wichtigen Fortschritt; bei ihnen ist die Cloakenöffnung getrennt in eine ventrale Urogenitalöffnung und eine dorsale Afteröffnung; diese Scheidung tritt beim menschlichen Embryo etwa in der 14. Woche ein und bedingt eine vollkommene Trennung des Sinus urogenitalis vom Eingeweiderohr. Beim Manne wird durch den Schluss der Raphe des Penis der Sinus urogenitalis zu einer Verlängerung der eigentlichen Urethra (s. o.). Beim Weibe bleibt der Sinus urogenitalis erhalten in Form des Vestibulum, in welches sowohl die Urethra als auch die Vagina mündet. Die getrennte Urogenital- und Analöffnung liegt Anfangs in einer seichten Grube, deren aufgewulstete Ränder die Anlage der äusseren Genitalien darstellen".

Ich komme jetzt zu einem Autor, der sich in den letzten Jahren an der Hand eines vorzüglichen Materials, wie es nur einem vielbeschäftigten Geburtshelfer zu Gebote steht, vielfach und eingehend mit der Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates des Menschen beschäftigt hat, zu Nagel. Leider ist es für mich schwer, mich mit diesem Autor auseinander zu setzen, da, abgesehen von grossen sachlichen Differenzen seine Nomenclatur ausserordentlich abweichend, und wie mir scheinen will, auch unconsequent ist. Ich hatte schon früher Gelegenheit, Nagel wegen seiner Auf-

fassung von Cloake entgegen zutreten,[1] doch scheint er an der ihm eigenthümlichen Auffassung von Cloake festhalten zu wollen.[2]

Ich verzichte darauf, mich mit dem Autor hier noch einmal über diesen Punkt auseinander zu setzen und muss zugleich bemerken, dass auch die Definition von Harnblase, welche Nagel (Berlin, S. B. 1892) giebt, deutlich zeigt, dass Nagel die entwickelungsgeschichtlichen Fragen, um die es sich handelt, völlig verkennt. Nagel sagt in seinem Aufsatz: „Die Entwickelung der Harnblase beim Menschen und bei Säugethieren. S. 177: „Bei den genannten Embryonen (d. h. bei Embryonen von Meerschweinchen, Kaninchen und Rind von 8 bis 12 ^{mm} Länge, und bei menschlichen Embryonen von 8 bis 10 ^{mm} Länge) mündet der Ureter (Nierengang) in den Wolff'schen Gang hinein, und zwar eine Strecke weit oberhalb der Einmündung dieses Canals in den Allantoisgang; sobald der Wolff'sche Gang den Ureter aufgenommen hat, erweitert sein Lumen sich etwas; diesen Abschnitt des Wolff'schen Ganges nennt v. Mihalcowics Allantoisschenkel. Der Ureter steht also auf dieser Entwickelungsstufe in keiner unmittelbaren Verbindung mit dem Allantoisgange; füglich kann man um diese Zeit auch nicht von einer Harnblase reden, ohne Unklarheiten herbeizuführen, denn die Eigenthümlichkeit der Harnblase besteht eben darin, dass sie die Ureteren aufnimmt". Wir lesen ferner: „Von dem Augenblicke an, wo die Ureteren selbständig in den Allantoisgang münden, beginnt erst die Entwickelung der Harnblase". Ueber die verschiedenen Bildungen, welche man Harnblase nennt, wird jedes Lehrbuch der vergleichenden Anatomie Auskunft geben; auf diese Frage einzugehen, würde mich über mein Thema hinaus führen, darauf aber sei doch kurz hingewiesen, dass es sich darum handelt, die Anlage der Harnblase so früh wie möglich zu erkennen, und dass man daher die Frage, wo die Anlage der Harnblase liegt, auch schon in einem Stadium aufwerfen kann und muss, wo selbst die Wolff'schen Gänge noch nicht in die Cloake einmünden. Ich kann Nagel nur durchaus beistimmen, wenn er gegenüber seinen gynaekologischen Fachgenossen betont: „Jedenfalls ist in entwickelungsgeschichtlichen Fragen eine eingehende Berücksichtigung der Fachlitteratur für einen gedeihlichen Fortschritt dieser Wissenschaft unumgänglich nothwendig". Ich glaube, dass schon aus einem Studium der Fachlitteratur sich ergeben wird, dass seine Definitionen von Harnblase und Cloake vom entwickelungsgeschichtlichen und vergleichend anatomischen Gesichtspunkt aus unhaltbar sind.

---

[1] *Anatomischer Anzeiger*. 1893.

[2] Vergl.: Ueber die Entwickelung der inneren und äusseren Genitalien beim menschlichen Weibe. *Archiv für Gynäkologie*. 1894. Bd. XLV.

Die Darstellung, welche Hertwig von den in Rede stehenden Vorgängen in der soeben erschienenen fünften Auflage seines bekannten Lehrbuches der Entwickelungsgeschichte giebt, trägt zu meiner Freude bereits meinen eigenen Untersuchungen Rechnung und giebt zur Illustrierung der in Frage kommenden Vorgänge Profilconstructionen, welche ich nach den ja auch in dieser Arbeit ausführlicher berücksichtigten Embryonen *H. s. J.* und *H. s. for.* veröffentlicht habe. Es ist daher nicht zu verwundern, wenn meine, in dieser Arbeit gegebene Darstellung im Wesentlichen mit der jetzt von Hertwig vertretenen Auffassung übereinstimmt. Da ich wohl mit Recht annehme, dass das Hertwig'sche Lehrbuch Jedem, der sich für Entwickelungsgeschichte interessirt, zur Hand ist, verzichte ich hier auf eine Wiedergabe der Hertwig'schen Darstellung und hebe nur eine Differenz von freilich untergeordneter Bedeutung hervor, welche noch zwischen uns bleibt. Hertwig nimmt einen offenen Cloakenafter an, der nach meinen Untersuchungen beim Menschen und den Säugern nicht auftritt.

Ueberblicken wir noch einmal die eben gegebene Darstellung, so sehen wir zur Genüge, dass bereits unter den wenigen berücksichtigten Autoren sich tiefgreifende Unterschiede in der Auffassung von Cloake, Allantois, Sinus urogenitalis und der Auffassung der in Frage kommenden Entwickelungsvorgänge finden. Wesentlich complicirt wurden dann die Fragen noch durch Beobachtungen, welche durch Lieberkühn, mich, Retterer und Reichel veröffentlicht wurden.

Danach entsteht die Harnblase nicht aus dem Allantoisstiel, sondern ebenso, wie das schon von manchen älteren Autoren für den Sinus urogenitalis angegeben wird, aus dem ventralen Theil der Cloake. In welcher Weise die Auftheilung der Cloake vor sich geht, das ist wieder eine Frage, die schon seit langer Zeit die Gemüther der Embryologen bewegt hat. Neuerdings haben besonders Retterer und Tourneux in dieser Sache das Wort ergriffen. Tourneux lässt die Auftheilung der Cloake dadurch vor sich gehen, dass eine frontale Scheidewand von cranio-caudalwärts vorwächst, während Retterer, wie schon Rathke angenommen hatte, zwei laterale Falten beschreibt, welche durch coulissenartiges Vortreten und Vereinigung in der Mitte die Auftheilung der Cloake bewirken sollen.

Ich habe von Anfang an die Vorgänge ähnlich aufgefasst wie Retterer, und mich mehrfach und auch schon vor der ersten Veröffentlichung Retterer's in dieser Frage ausgesprochen. In einer neueren Arbeit nimmt Retterer[1] das Verdienst für sich in Anspruch, die alte

---

[1] Ed. Retterer, Mode de cloisonnement du cloaque chez le cobaye. *Bibliographie anatomique.* 1893. Nr. 6.

Rathke'sche Lehre von der Auftheilung der Cloake durch zwei seitliche Falten als erster durch directe Beobachtungen unterstützt zu haben. Retterer kannte offenbar die Mittheilung von Lieberkühn in den Marburger S. B. 1882: „Querschnitte von der Anlage der Allantois und der Harnblase von Meerschweinchenembryonen" und meine Arbeit „die Entwickelungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos" nicht,[1] trotzdem dieselben auch in meinen späteren Mittheilungen citirt sind, und seine eigene Arbeit „Sur l'origine et l'évolution de la région ano-génitale des mammifères' ja erst zwei Jahre später erschienen ist. Lieberkühn sagte in seiner eben citirten Arbeit: „Die Durchschnitte von dem hinteren Körperende eines um einen Tag älteren Embryo (d. h. eines Meerschweinchen-Embryos von 17 Tagen) zeigen den Darm zunächst mit seinem rundlichen Lumen, welches weiter nach vorn hin sich allmählich erweitert und am zwölften Schnitt von hinten eine Ausbuchtung besitzt; das Epithel der Ausbuchtung ist niedriger als das des Darmes selbst. Am nächsten Schnitt ist die Ausbuchtung grösser als das Darmlumen und die Uebergangsstelle vom Darm in die Ausbuchtung schmäler, am folgenden sind zwei getrennte Lumina vorhanden, von denen das eine dem Darm und das andere der Harnblasenanlage angehört; zu den Seiten der Letzteren verlaufen die Umbilicalarterien; der folgende Schnitt verhält sich ebenso, nur greift die Leibeshöhle weiter zwischen Darm und Harnblase vor, am nächsten sind Darm und Blase getrennt und letztere wird enger, sie wird späterhin zum Ligamentum vesicale medium; das Mesoblastgewebe setzt sich mit den Umbilicalgefässen nunmehr in die schon ganz dünn gewordene Allantoisanlage fort, die bereits die Decidua erreicht hat. — An einem geeigneten Sagittalschnitt durch die hintere Hälfte eines Embryo von 18 Tagen erkennt man, wie der Hinterdarm noch in die Schwanzspitze hineinreicht, und wie von demselben die Harnblase als Ausstülpung in der unteren Bauchwand fast bis zur Nabelgegend hinreicht". Meine Arbeit von 1888 hat einen besonderen Abschnitt über die Harnblase. In der Zusammenfassung meiner Resultate heisst es dort S. 422: „Aus der gegebenen Schilderung ist zu ersehen, dass die Bildung der Blase in folgender Weise vor sich geht: es erscheint zunächst im Endstück des Darmes eine ventrale Ausbuchtung, welche sich bald durch niedriges, cubisches Epithel gegenüber der von hohem cylindrischen Epithel ausgekleideten dorsalen Nische unterscheidet. Die vorspringenden Falten, welche beide Nischen scheiden, nähern sich und vereinigen sich schliesslich. Aus der ventralen Nische ist, nachdem dieser Verschluss entstanden ist, ein Theil der Harnblase, aus der dorsalen ein

[1] *Dies Archiv.* 1888.

[2] *Journal de l'anatomie et de la physiologie.* 1890.

Theil des Enddarms geworden. Die weitere Entwickelung schreitet in derselben Weise vorwärts, so dass wir schliesslich bei Embryonen, die aus einem 20 Tage nach dem letzten Wurf getödteten Mutterthiere stammen, dieselben Bilder erhalten, wie sie uns von Kölliker und Mihalcowics vom Kanichen gegeben worden sind". Diese Auseinandersetzungen sind durch Abbildungen erläutert. Es scheint mir zweifellos, dass auch Lieberkühn dieselben Dinge gesehen hat, doch muss man freilich das Hauptgewicht auf die Schnittbeschreibung legen. Die Stelle, an der Lieberkühn von dem Ligamentum vesicale medium spricht, ist unklar und später bezeichnet Lieberkühn die Harnblase geradezu als Ausstülpung des Hinterdarmes. Wenn also auch Retterer dies gegen die Lieberkühn'sche Mittheilung anführen und ausserdem sagen kann, dass von eigentlichen seitlichen Falten bei Lieberkühn ja gar nicht die Rede ist, so gilt das doch nicht von meiner Veröffentlichung von 1888. Spätere Untersuchungen haben mir dann gezeigt, dass Lieberkühn in der That jedenfalls theilweise Recht hat, wenn er bei diesen Entwickelungsvorgängen von einer Ausstülpung des Darmes spricht; denn wie ich zeigte, bildet sich beim Meerschweinchen ein Allantoisgang heraus, der bis zur Placenta reicht, und das kann nur durch ein Aussprossen der entodermalen Allantoisanlage, also wenn man will, durch einen Ausstülpungsvorgang erklärt werden. Dass ausserdem aber eine Auftheilung der Cloake in eine vordere und hintere Abtheilung statt hat, und dass die Harnblase wesentlich diesem Vorgang ihre Entstehung verdankt, kann beim Meerschweinchen gar keinem Zweifel unterliegen, ebenso wenig, dass während dieses Processes Falten von der seitlichen Wand der Cloake vorhanden sind. Mir ist es auch heute noch sehr wahrscheinlich, dass diese seitlichen Falten beim Meerschweinchen in der 1888 beschriebenen Weise die Aufteilung der Cloake bewirken, doch lässt sich, wie mir scheint, wenn man von Missbildungen absieht, ein durchaus bindender Beweis für diese Entwickelungsart zur Stunde nicht bringen, und in diesem Sinne ist die von Retterer missverstandene Anmerkung in einer meiner Arbeiten aufzufassen.[1] Es sollte betont werden, dass die rein entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen, auf welche sich beide Parteien stützen, im Wesentlichen die gleichen sind, dass sie aber eine Deutung nach beiden Richtungen hin erlauben. Dass die Sache so liegt, geht auch aus der neuesten Veröffentlichung von Tourneux[2] über diesen Entwickelungsgang hervor, der wir Retterer's jüngste Zusammenfassung gegenüber stellen wollen. Tourneux sagt: „Pour se rendre un compte exact du mode de formation de la cloison recto-urogénitale, il faut recourir à la méthode de

[1] *Anatomischer Anzeiger*. 1893. S. 548.

[2] Sur le mode de cloisonnement du cloaque et sur la formation de la cloison recto-urogénitale. *Bibliographie anatomique*. 1894. 2. année. S. 99/100.

reconstruction préconisée par His, ou encore, comme l'a fort bien fait observer Retterer, comparer les coupes longitudinales pratiquées dans les deux sens avec les sections transversales. On acquiert alors la conviction qu'il n'existe qu'un seul repli périnéal, mais que le bord inférieur de ce repli moulé dans l'angle de séparation de l'intestin et du sinus urogénital est concave, et que ses extrémités figurent deux sortes de piliers se prolongeant en bas, à une certaine distance, sur les parois latérales du cloaque. Ce sont ces piliers qui, examinés sur des sections transversales, ont été considérés par quelques auteurs comme représentant les plis latéraux du cloaque, ainsi que nous l'avons indiqué dans une note communiquée à la Société de biologie (8 février 1890). Récemment Keibel a émis une opinion analogue."[1]

Retterer sagt:[2] „Chez le cobaye, comme chez les autres mammifères étudiés jusqu'à présent (homme, porc, mouton, lapin), il apparaît, à l'extrémité céphalique de chaque paroi latérale du cloaque, une lame mésodermique qui s'étend peu à peu vers son extrémité caudale. Ces lames latérales étranglent la cavité du cloaque et la divisent en deux conduits l'un dorsal ou rectal, et l'autre ventral ou vésico-urogénital.

En s'élevant l'une en regard de l'autre, les crêtes des lames latérales se rapprochent, arrivent au contact et se fusionnent sur la ligne médiane. De cette façon prend naissance la cloison recto-urogénitale, qui sépare définitivement l'appareil digestif de l'appareil uro-génital.

Wie aber über die Entwickelungsgeschichte der Harnblase die Ansichten getheilt sind, so giebt es auch über die erste Entstehung und Bedeutung der Allantois zwei sich durchaus entgegenstehende Anschauungen. Ueber die erste Anlage der Allantois des Menschen wird in dieser Arbeit kein Thatsachenmaterial beigebracht, trotzdem muss ich aber auch diese Frage der Nomenclatur wegen besprechen. Die Mehrzahl der Autoren fasst die Allantois als eine Ausstülpung des Enddarms auf. Dieselbe bildet sich hinter dem hinteren Ende des Primitivstreifens und wird, wenn sie frühzeitig entsteht, mit dem hinteren Ende des Primitivstreifens nach der ventralen Seite des Embryo herumgeklappt, oder die Ausstülpung des Enddarms tritt erst nach Ablauf dieses Entwickelungsvorganges gleich in loco auf. Dieser ziemlich allgemein verbreiteten Auffassung von der Entwickelung der Allantois ist die Anschauung von His durchaus entgegengesetzt Wir lesen in der Anatomie der menschlichen Embryonen Hft. 3, S. 14: „Der dem Beckenende (des entodermalen Eingeweiderohres) angehörige Blindsack, die Cloake oder Bursa pelvis, ist nicht unerheblich länger als der Fornix, während aber der letztere ein geschlossener Endabschnitt des von der Nabelblase sich abtrennenden

---

[1] *Anatomischer Anzeiger*, 1893.

[2] *Ebenda*, 1893. S. 194.

Entodermrohres ist, gilt von der Bursa nicht dasselbe. Aus dem ventralen Ende derselben entwickelt sich eine enge Fortsetzung des Rohres und geht als Allantoisgang in den Bauchstiel über, innerhalb dessen sie sich auf eine längere Strecke über das eigentliche Körperende hinaus fortsetzt.

Auch der Allantoisgang ist durch Abschnürung aus dem allgemeinen Entodermsack entstanden und hat sich an seiner ventralen Seite durch eine mediane Naht geschlossen. Seiner Bildung nach muss er als die Fortsetzung des Sförmig gebogenen Eingeweiderohres aufgefasst werden, und das wirkliche Ende des Letzteren liegt demnach nicht im Körper, sondern ausserhalb desselben im Bauchstiel. Allerdings werden wir später constatiren, dass der Bauchstiel seiner morphologischen Bedeutung nach gleichfalls als eine Fortsetzung des Körpers sich erweist, und dass er nach ähnlichen Principien als der Rumpf, zu einem compacten Gebilde sich schliesst". S. 223 heisst es dann: „Bei jungen Embryonen lässt sich in der Nähe des Bauchstielursprunges die Uebereinstimmung im Aufbau des Bauchstiels mit demjenigen des Rumpfes sehr deutlich verfolgen. Fig. 151 zeigt einen solchen Durchschnitt vom Embryo *Lg* und in Fig. 152 habe ich denselben symmetrisch umgezeichnet. Dabei ergiebt sich, dass der Bauchstiel gleich der Rumpfanlage eine Platte darstellt mit axialer Verdickung und mit seitlicher Zuschärfung. Die Seitenränder erheben sich dorsalwärts und ihre Ektodermbekleidung schliesst sich zum Amnion. Längs der Axe verläuft im Beginn des Bauchstieles eine dorsale Rinne als unverkennbare Fortsetzung der Medullarrinne, an ihrem Grunde ist das Ektoderm dicker als an den Seitenabschnitten". Minot der sich darin His anschliesst (a. a. O., S. 374), dass er den Bauchstiel als directe Fortsetzung des Embryo ansieht, spricht doch im Gegensatz zu His auch beim Menschen von einer Allantoisausstülpung. Er sagt: „Beim Menschen findet sich also keine freie Allantois, sondern eine entodermale Allantoisausstülpung".

Dass sich Minot sonst in der Auffassung des Bauchstieles an His anschliesst, sehen wir auch aus einer anderen Stelle. Minot sagt a. a. O., S. 376: „His hat durch Vergleich gezeigt, dass der Bauchstiel dieselben fundamentalen morphologischen Beziehungen zeigt, wie der Embryo selbst und sogar Spuren einer rudimentären Medullarrinne enthält!" Ich will hier auf die morphologische Würdigung des Bauchstieles nicht eingehen; was den Allantoisgang anlangt, muss ich betonen, dass ich denselben, gestützt auf meine Beobachtungen bei anderen Amnioten und besonders bei Säugern, durchaus als eine Ausstülpung auffasse.

Die Angabe von His, dass der Allantoisgang des Menschen an seiner ventralen Seite durch eine mediane Naht geschlossen wird, ist, so weit ich das beurtheilen kann, nur erschlossen; Beobachtungen über diesen Entwickelungsvorgang fehlen bis jetzt vollkommen.

Ich bin damit zu der Definition der entodermalen Allantois bezw. des Allantoisganges als einer ventralen Ausstülpung des Darmes gekommen. Das was in der caudalen Fortsetzung dieser Ausstülpung sich dem Allantoisgange auf Kosten der Cloakenhöhle angliedert, ist nicht mehr Allantois im engeren Sinne, doch ist eine scharfe Grenze des ursprünglichen ventralen Cloakenabschnitts gegen die, durch Ausstülpung entstandene Allantois leider nicht zu geben; es entsteht aus ihm sicher ein Theil der Harnblase, vielleicht die ganze Harnblase, die primitive Harnröhre und der Sinus urogenitalis. Ich bezeichne mit primitiver Harnröhre die Harnröhre von der Harnblase bis zum Beginn des Sinus urogenitalis, also bis zur Einmündungsstelle des Müller'schen und Wolff'schen Ganges, einer Stelle, die ja auch noch bei den ausgebildeten Individuen nachweisbar ist, und die dem Colliculus seminalis beim Manne, beim Weibe dem Hymen entspricht. Diese Stelle liegt, wie das aus meinen Modellen klar hervorgeht, durchaus im Gebiete des Entoderm. Beim Weibe geht die primitive Harnröhre direct in die definitive Harnröhre über, während der Sinus urogenitalis im Wachsthum zurückbleibt, so dass aus ihm nur das Vestibulum Vaginae hervorgeht, beim Manne entsteht aus dem Sinus urogenitalis der Theil der Harnröhre abwärts vom Colliculus seminalis.

Dies musste ich vorausschicken, bevor ich mich zu einer zusammenhängenden Darstellung der Cloake des Menschen und ihrer Schicksale an der Hand eigener Befunde und der Litteratur wenden konnte.

Das jüngste Stadium der Cloakenbildung beim Menschen, welches ich untersuchte, gehörte dem Embryo *EB* der His'schen Sammlung an und ist im Beginne dieses Abschnittes, als es sich für mich darum handelte zu zeigen, was ich unter Cloake verstehe, bereits kurz geschildert worden. Die Verhältnisse dieses Embryo sind nach Modellen auf Taf. III, Figg. 1 und 2 und auf Taf. V, Fig. 12 nach einer Profilconstruction dargestellt. Die Querschnitte der Cloake zeigen die Figg. 18 bis 46, Taf. VI.

Ich hebe noch einmal hervor, dass die Ausdehnung der Cloake verhältnissmässig sehr gross ist, die Maasse nach dem Modell genommen sind:

1. Die Ausdehnung vom Sattel zwischen Darm und Allantois bis zum caudalen Ende der Cloake in gerader Linie gemessen 0·58 mm.

2. Die dorso-ventrale Ausdehnung in der Mitte etwa 0·3.

3. Die grösste transversale Ausdehnung 0·21 mm. Cranial entspringt von der Cloake ventral der sehr enge Allantoisgang, dorsal mündet das Darmrohr, das nicht sehr viel höher cranial sich in den Dottersack öffnet. Am caudalen Ende setzt sich die Cloake in die noch wenig entwickelte Schwanzdarmanlage fort. Dorsal wölbt sich die Chordaanlage, welche in unmittelbarer Nachbarschaft der Cloake liegt, in diese vor. Die ventrale Wand der Cloake

schliesst zum grössten Theil die Cloakenmembran ab, wie ich nach Tourneux auf Born's Vorschlag, die Aftermembran der früheren deutschen Autoren nennen will; doch reicht die Cloakenmembran nicht so weit hinauf wie die Cloake, so dass cranial von ihrem oberen Ende die Cloake durch Ektoderm, Mesoderm und Entoderm abgeschlossen ist, während die Cloakenmembran nur aus Ektoderm und Entoderm besteht. Die Cloakenmembran liegt in ihrem cranialen Bezirk in einer seichten Rinne. Ich habe schon ausgeführt, dass es sehr fraglich ist, ob man diese seichte Rinne als ektodermale Cloakenanlage aufzufassen hat. Thut man das, so würde dem Embryo neben einer sehr ausgedehnten entodermalen Cloake eine ganz kleine ektodermale Cloake zukommen. Die Aftermembran ist in ihrem caudalen Bezirk vorgewölbt; ihre Länge beträgt 0·26 ^{mm}, ihre Breite beträgt nach den Schnitten bestimmt cranial 0·02 ^{mm} (vergl. Fig. 29) in der Höhe der Fig. 31, ganz abgesehen von der starken Vorwölbung 0·1 ^{mm}, gegen ihr caudales Ende Fig. 33 0·05 ^{mm}. Die Dicke der Aftermembran beträgt in der Höhe von Fig. 31 0·05 ^{mm}, wovon 0·04 auf das Entoderm und nur 0·01 ^{mm} auf das Ektoderm kommen. Seitliche coulissenartige Falten sind an den lateralen Wänden der Cloake nicht nachzuweisen. Freilich scheint sich bei dem Embryo das Entoderm im cranialen Bezirk der Cloake stellenweise von dem darunterliegenden Mesoderm gelöst zu haben, und insofern sind die Bilder, welche uns der Embryo *EB* bietet, nicht ganz befriedigend. Die Wolff'schen Gänge sind schon angelegt, münden aber noch nicht in die Cloake, sondern enden im Ektoderm.

Von Embryonen, die jünger sind, als der Embryo *EB* kann man hier heranziehen die Embryonen *Lg* und *M* von His. Der Embryo *Lg* hat eine Körperlänge von 2·15 ^{mm} (man vergl. über diesen Embryo die Anatomie menschl. Embryonen, Heft III, S. 13, Fig. 1 und Taf. IX des Atlas, Fig. 6 und 7), er hat eine verhältnissmässig sehr grosse Cloake, aus der ventral der von Anfang an enge Allantoisgang hervorgeht, während der dorsal aufsteigende Darm ein wesentlich grösseres Volumen hat. Der Embryo *Lg* hat noch die für junge Stadien menschlicher Embryonen so charakteristische dorsale Einbiegung, wodurch die Lage des Caudalendes des Embryo und somit der Cloake zum ganzen Embryo eine wesentlich andere ist als beim Embryo *EB*. Bei dem Embryo *M*, Körperlänge 2·6 ^{mm}, ist diese dorsale Einknickung des Embryonalkörpers bereits geschwunden, aber sonst liegen im Wesentlichen die Verhältnisse noch wie bei Embryo *Lg*. (Man vergl. über diesen Embryo His, menschl. Embryonen, Heft 1, S. 116 ff. und die Taf. I, Figg. 5 und 6, die Taf. VII M_1 — M_5, besonders M_2 und M_3.) — Hinter unseren Embryo *EB* möchte ich anschliessen den His'schen Embryo *BB* (Körperlänge 3·2 ^{mm}), [vergl. His, menschl. Embryonen. Heft 3, S. 16, Fig. 2 und Taf. IX, Figg. 9—12]. Der

Embryo *BB* hat freilich noch die dorsale Einknickung, aber was die uns interessirenden Vorgänge anlangt, müssen wir ihn trotzdem hinter Embryo *EB* stellen, weil der Urnierengang beim Embryo *BB* bereits die Cloake erreicht hat. Sehr bemerkenswerth ist die Art, in welcher beim Embryo *BB* der Urnierengang die Cloake erreicht. Wie auch His hervorhebt, tritt der Urnierengang in einem abwärts convexen Bogen zur Cloake und erreicht dieselbe weit caudal von der Abgangsstelle von Darm und Allantois, und ganz in der Nähe der ventralen Seite der Cloake. Die Verhältnisse müssen hier also ähnlich liegen, wie ich dieselben in meiner Arbeit „über Entwickelungsvorgänge am Hinterende von Meerschweinchenembryonen"[1] für das Meerschweinchen dargestellt habe. Die Cloake ist bei dem Embryo *BB* sehr lang und der Allantoisgang zeigt dort, wo er aus der Cloake entspringt, keine Erweiterung; wir dürfen also wohl aus der relativ weit caudal gelegenen Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges in die Cloake, aus der Länge der Cloake und aus dem eben hervorgehobenen Verhalten des Allantoisganges schliessen, dass bei diesem Embryo die Entwickelungsvorgänge, welche zur Auftheilung der Cloake führen, noch nicht eingesetzt haben. Ebenso liegen die Dinge wohl auch noch bei dem His'schen Embryo *Lr* (4·2 ^{mm} Körperlänge), über den man His a. a. O. Heft 3, S. 16, Fig. 3, vergleichen möge. Dagegen scheint die Auftheilung der Cloake begonnen zu haben bei dem Embryo *Lf*, welchen Jwar Broman vor kurzem in Schwalbes morphologischen Arbeiten (Bd. V, S. 169 bis 205) beschreibt.

Der fragliche Embryo hatte annähernd die Länge von 3 ^{mm} und Broman stellt ihn vor den His'schen Embryo α. Die Textfigur S. 2 und Fig. 2 auf Taf. IX geben ein ziemlich gutes Bild von dem Verhalten von Cloake, Urnierengang, Darm und Allantoisgang. Danach ist die Cloake jedenfalls relativ kleiner geworden, auch der Wolff'sche Gang scheint weniger weit von dem Sattel zwischen Cloake und Darm entfernt zu sein als beim His'schen Embryo *BB*. Ich sage, es scheint, weil sich diese Dinge mit absoluter Sicherheit nach einer Medianschnittconstruction und einer entsprechenden Zeichnung nach dem Modell nicht erkennen lassen. Ich glaube aber nicht, dass ich mich in der Auffassung der Verhältnisse irre. Die Einmündung des Wolff'schen Ganges in die Cloake findet ganz ventral statt, der Anfangstheil des Allantoisganges ist beträchtlich weiter als seine Fortsetzung. Broman sagt darüber S. 194: „Das erste, etwa 0·2 ^{mm} lange Stück der Allantois ist im Durchschnitte etwa 40 μ breit, während der übrige Theil, soviel ich ihm habe folgen können, nur eine Dicke von etwa 15 μ hat".

---

[1] *Archiv für Anatomie und Entwickelungsgeschichte.* 1888.

Der Autor fährt fort: „Man kann also sagen, dass eine Blasenanlage schon existirt. Caudalwärts von der Verbindung der Blasenanlage mit dem Darme münden die Wolff'schen Gänge in diesen ein. Eine Analöffnung ist noch nicht angedeutet". Leider ist dies alles, was sich über diese, uns besonders interessirenden Verhältnisse in Broman's Arbeit findet. Zu bedauern ist besonders, dass dem Verhalten der Cloakenmembran nicht grössere Aufmerksamkeit geschenkt wurde. Vielleicht lässt sich das gelegentlich noch nachholen, und es sollte mich freuen, wenn ich dazu die Veranlassung gegeben hätte. — Nach dem Gesagten glaube ich annehmen zu dürfen, dass bei Broman's Embryo *Lf* die Auftheilung der Cloake und damit die Bildung des secundären Allantoisantheiles begonnen hat; ob man schon schlechtweg von einer Harnblasenanlage reden darf, wie es unser Autor thut, ist dagegen aus schon mehrfach erörterten Gründen noch fraglich.

Ich lasse nun den His'schen Embryo α folgen, (Nl. 4 mm, His, Anatomie menschl. Embryonen, Taf. VIII α_1 — α_4, besonders α_3), trotzdem man nach dem Verhalten der Cloake fast versucht ist, ihn vor den eben besprochenen Embryo zu setzen. Ueber die Cloake dieses Embryo finden wir bei His a. a. O. Heft I, S. 110 folgende bemerkenswerthe Stelle: „Die Cloake ist absolut länger als bei den Embryonen *A* und *B*[1] und zugleich enger. (Taf. VIII α, 3). Während sie bei jenen über dem Gebiete des vierten Sacralsegmentes ihren Anfang nimmt, beginnt sie hier schon im Bereiche des ersten Sacralsegmentes, und somit repäsentirt sie zur Zeit noch den gesammten Beckendarm. Die beiden in der Cloake zusammentreffenden Röhrenschenkel von Darm und Allantoisgang trennen sich später von einander in zunehmendem Maasse und verlängern sich auf Kosten der kürzer werdenden Cloake". Auffallend ist, wie weit dorsal und cranial bei dem Embryo α nach Taf. VIII, Fig. α 3, der Wolff'sche Gang in die Cloake einmünden soll. Dies Verhalten scheint mir so wenig in Uebereinstimmung mit den sonstigen Beobachtungen, gerade auch solchen von His, dass ich vielleicht annehmen darf, dass hier ein Irrthum vorliegt.

Das nächste von mir untersuchte Stadium der Cloakenentwickelung bezw. Umbildung, zeigt der Embryo *H. s. J.* meiner Sammlung von 4·2 mm grösster Länge. Modelle nach diesem Embryo sind in Fig. 3*a*, Taf. III und Fig. 3*b*, Taf. IV dargestellt; Profilconstructionen in Fig. 13*a* und *b*, Taf. V. Die Cloake ist wohl entwickelt, wir finden aber gegenüber dem Embryo *EB* folgende Unterschiede. Am cranialen Ende geht ventral nicht ein enger Gang ab, sondern der an dieser Stelle abgehende Gang ist zunächst ziemlich weit und verengert sich erst später. Ferner ist im Gegentheil zu dem ventralen Rohr, das cranial und caudal in die Cloake mündende

---

[1] Embryo *A* hat eine Nl. von 7·5, Embryo *B* eine Nl. von 7 mm.

Rohr enger geworden. Der caudal die Cloake fortsetzende Schwanzdarm ist gut ausgebildet. Die Chorda ist von der Cloake durch Mesoderm abgedrängt und beeinflusst die Gestalt derselben nicht mehr. Die Cloakenmembran ist recht ausgedehnt, sie nimmt die ganze ventrale Wand der Cloake ein, eine Zusammensetzung aus Ektoderm und Entoderm ist nicht mehr deutlich zu erkennen.

Im Gebiet der Cloakenmembran, die nicht mehr vorgewölbt ist, findet sich auf der Körperoberfläche eine seichte Rinne. Die Wolff'schen Gänge münden in die Cloake, und zwar ziemlich weit ventral in der Nähe der Cloakenmembran und auch eine bedeutende Strecke caudal von dem cranialen Ende der Cloake. Coulissenartige Falten sind an den lateralen Cloakenwänden auch bei diesem Embryo nicht nachzuweisen. Wie ist nun dieser Zustand aus dem bei Embryo *EB* beschriebenen abzuleiten? Die Beantwortung dieser Frage ist für die Wolff'schen Gänge, die weitere Ausbildung des Schwanzdarmes und das Verhalten der Chorda zur Cloake unzweifelhaft und verlangt keine weiteren Auseinandersetzungen; das Wesentlichste ist, sich darüber klar zu werden, ob das erweiterte Stück, durch welches jetzt der Allantoisgang in die Cloake mündet, aus der Cloake oder durch die Erweiterung des im vorigen Stadium schon vorhandenen Allantoisganges gebildet wird. Zur Entscheidung dieser Frage kann man durch Messungen nicht ohne Weiteres gelangen, weil eben alles wächst. Wenn wir aber das Maass von der Einsattelung zwischen Allantoisgang und Darm bis zum unteren Ende der Aftermembran beim Embryo *EB* nehmen, und es mit dem entsprechenden Maass beim Embryo *H. s. J.* vergleichen, so spricht alles dafür, dass das fragliche Stück des Allantoisganges auf Kosten der Cloake entstanden ist. Beim Embryo *EB* beträgt die in Rede stehende Entfernung 0·48 ^{mm}, beim Embryo *H. s. J.* 0·64. Die grösste Länge des Embryo ist von 3 ^{mm} auf 4·2 gewachsen, also um mehr, als $^{1}/_{3}$ und die grösste Länge giebt das Wachsthum des Embryo bedeutend zu gering an, da das Zusammenrollen bei dem älteren Embryo wesentlich stärker ist, als bei dem jüngeren Stadium. Bringt man aber den Wachsthumscoefficienten $^{1}/_{3}$ zur Anwendung, so kommt man bereits auf 0·64 ^{mm}; somit darf man schliessen, dass das untere erweiterte Stück, durch welches der Allantoisgang beim Embryo *H. s. J.* in die Cloake einmündet, auf Kosten der Cloake gebildet ist. Ferner spricht dafür, dass jetzt die Aftermembran beim Embryo *H. s. J.* bis an das craniale Ende der Cloake reicht, während beim Embryo *EB* der craniale Theil der Cloakenmembran keine Aftermembran aufzuweisen hatte. Die Annahme, die man andernfalls machen müsste, um diesen Vorgang zu erklären, wäre sonst die, dass die Cloakenmembran um ein beträchtliches Stück cranial vorgewachsen wäre und das Mesoderm in diesem Gebiet verdrängt hätte. Gegen diese Annahme spricht

aber auch der weitere Fortgang der Entwickelung, wobei ich noch einmal auf die schon citirten Angaben von His beim Embryo *Lr* hinweisen will.

Für die weitere Frage, in welcher Weise die Auftheilung der Cloake vor sich gegangen ist, muss hervorgehoben werden, dass weit abwärtsreichende, laterale, coulissenartige Falten sich weder beim Embryo *EB*, noch beim Embryo *H. s. J.* an den Seitenwänden der Cloake nachweisen liessen. So sprechen diese frühen Stadien beim Menschen jedenfalls eher dafür, dass die frontale Scheidewand in der Cloake sich hier so, wie Tourneux es will, entwickelt.

In einem späteren Stadium sind solche Falten, wie wir sehen werden, jedenfalls vorhanden, freilich wird auch damit, wie schon hervorgehoben, die Frage nicht definitiv entschieden.

Wir wollen an den Embryo *H. s. J.* einige kurze Bemerkungen über den wenig weiter entwickelten menschlichen Embryo von 5·6 mm Länge anschliessen, den Fol[1] genauer beschrieben hat. Ich verweise besonders auf die Fig. 49, Taf. XX, der Fol'schen Arbeit. Wir sehen an dieser Figur, wie die Wolff'schen Gänge noch eine ganze Strecke caudal vom Sattel zwischen Allantois und Darm und ziemlich weit ventral münden. Fol sagt selbst über die Einmündungsweise der Wolff'schen Gänge in die Cloake (S. 385): „La situation exacte du point d'insertion de ces canaux sur le cloaque ne manque pas d'importance; c'est le même qui appartiendra plus tard aux urétères. Or si la soudure avait lieu comme tous les auteurs l'affirment, au bord dorsal du cloaque, l'on ne pourrait comprendre pourquoi ni comment les urétères débouchent plus tard dans la vessie plutôt que dans le rectum, puisque la vessie et le rectum résultent de la séparation longitudinale du cloaque. C'ést pourquoi Kölliker cherche à expliquer cette contradiction en admettant un déplacement graduel de l'embouchure de ces canaux. D'après ce que nous venons de voir, cette hypothèse, si peu plausible a priori, devient inutile puisque le point d'insertion des canaux est bien à l'endroit où il restera plus tard."

Die Verhältnisse der Cloakenmembran sind von Fol nicht genauer gewürdigt, doch erkennt er das Vorhandensein eines Schwanzdarmes. Wir lesen S. 385: „Bien que la place de l'anus ne soit pas encore marquée, il est bien permis d'affirmer l'existence chez l'homme d'un intestin caudal, si petit soit-il." Schon durch den Besitz einer Nierenknospe ausgezeichent, ist der His'sche Embryo *Bl*, trotzdem er nur eine Nl. von 4·25 mm hat. Eine schöne Abbildung nach diesem Embryo giebt His Taf. I*, Fig. 4. Auch das Verhalten des Coeloms ist bemerkenswerth. His sagt über diesen

---

[1] Fol, *Rec. zool. suisse*, I. 1884. S. 357—401.

Embryo a. a. O. Heft III, S. 259: „Darm und Darmstiel sind leicht verständlich, das Gekröse ist quer schraffirt, dahinter liegt die langgestreckte Urniere, deren Gang an die Seitenwand der Cloake tritt; vor der Einmündungsstelle liegt die erste Spur einer Nierenanlage. Die Cloake fällt jenseits vom Bereich der Leibeshöhle, sie liegt in der compacten Substanz des Beckentheiles eingebettet. Die Grenze der Leibeshöhle ist dicht hinter dem Bogen, den die Aorta jederseits bei ihrem Uebergange in die A. umbilicalis bildet."

Auch der His'sche Embryo *R* (Nl. 5 ^{mm}) mag hier noch angeführt werden, auch dieser Embryo zeigt bereits die erste Anlage der Nierenknospe. Man vergleiche für ihn die Taf. XIII, Fig. 3 des His'schen Atlas und die Textfigur 4, Heft III, S. 17. Auffallend ist, dass die Einmündungsverhältnisse der Allantois in die Cloake in beiden Figuren verschieden erscheinen. In der Textfigur zeigt die Allantoisanlage vor ihrem Uebergang in die Cloake eine deutliche Einschnürung, während eine solche in der Figur des Atlas kaum kenntlich ist. Der Urnierengang mit der Nierenknospe mündet in beiden Darstellungen ganz ventral in die Cloake. Von dem Sattel zwischen Darm und Allantoisgang ist diese Einmündungsstelle noch recht weit entfernt.

Gehen wir nun zu meinem Embryo *H. s. for.* über, so erkennen wir in jeder Beziehung bedeutende Fortschritte gegenüber dem Embryo *H. s. J.*, mit dem allein wir ihn ja genauer vergleichen können, ich hebe die wesentlichsten hervor. Die Cloake ist absolut kürzer geworden, trotzdem die grösste Länge des Embryo von 4·2 ^{mm} zu 6·5 ^{mm} gestiegen ist. Ebenso ist die Cloakenmembran absolut kürzer geworden; die Cloakenmembran nimmt nicht mehr den ganzen ventralen Bereich der Cloake ein, sondern cranial finden wir eine Strecke ihrer Wand frei von der Cloakenmembran. Die Einmündungsstelle der Wolff'schen Gänge, an denen eben die Nierenknospen hervorsprossen, liegt nicht mehr in unmittelbarer Nähe der Aftermembran, sie liegt etwa in gleicher Höhe mit dem Sattel, welcher die Harnblasenanlage und die Anlage des Darmes trennt. An den beiden Seiten der Cloake sieht man zwei laterale Falten von diesem Sattel ziemlich weit abwärts ziehen und das künftige Gebiet der unteren Harnblase, der Harnröhre und des Sinus urogenitalis von dem des späteren Rectums abgrenzen. Dass, wenn wir jetzt den Embryo *H. s. for.* mit dem Embryo *H. s. J.* und auch mit dem Embryo *EB* vergleichen, die Entwickelung nicht anders aufgefasst werden kann, als dass der Cloakenraum in einen ventralen Abschnitt für die Harnblase u. s. w. und einen dorsalen Abschnitt für den Darm aufgetheilt wird, erhellt schon aus den einfachen Maassverhältnissen.

	EB.	H. s. J.	H. s. for.
Cloake von Sattel zwischen Allantoisgang und Darm bezw. Harnblasenanlage und Darm bis zum caudalen Ende der Cloakenmembran in gerader Linie gemessen	0·48	0·64	0·44
Cloakenmembran	0·26	0·46	0·35
Entfernung der Einmündung des Wolff'schen Ganges vom Sattel zwischen Allantoisgang und Darm bezw. Harnblasenanlage und Darm in gerader Linie gemessen	—	0·4	0

Das Abrücken der Einmündungsstelle der Wolff'schen Gänge von der Cloakenmembran ist natürlich durch Zunahme des zwischen beiden Bildungen liegenden Abschnittes der Cloake erfolgt, aber dadurch ist wohl ein Abrücken von der Cloakenmembran, aber kaum eine directe Annäherung an den Sattel zwischen Harnblasenanlage und Darm möglich. Die sehr ausgesprochenen seitlichen Falten, welche bei diesem Embryo an den lateralen Wänden der Cloake vorhanden sind, sind bemerkenswerth, und man muss um so mehr Gewicht auf sie legen, als auch Zimmermann[1] bei einem gleichalterigen menschlichen Embryo von sehr gutem Erhaltungszustande diese Falten aufgefunden hat. Von einer ektodermalen Rinne im Bereich der Aftermembran ist beim Embryo *H. s. for.* nichts zu erkennen, wir haben also hier, abgesehen von dem Ektoderm der Aftermembran, keine Spur einer ektodermalen Cloake. Betrachten wir nun die späteren Stadien, so kann es, wie das ja auch die bekannten schönen Arbeiten von Tourneux, Retterer, Reichel und meine eigenen Arbeiten beweisen, nicht zweifelhaft sein, dass das noch übrige Stück der Cloake jetzt aufgetheilt wird, und auf diese Weise ventral Harnröhre und Sinus urogenitalis, dorsal der Enddarm zu Stande kommt. Ein Rest der Verbindung zwischen Sinus urogenitalis und Darm, Reichel's Cloakengang, weist noch der Embryo *H. s. Bul.* 1 auf, wie das die Profilconstruction Fig. 15, Taf. V. deutlich

[1] Zimmermann sagte in der Discussion zu meinem Vortrage „dass er das Entoderm eines menschlichen Embryos von 7 mm reconstruirt hat, und dass er an beiden Seiten der Cloake aussen je eine deutliche Längsfurche gesehen hat, die über die ganze Cloake ging und überall gleich tief war, so dass es zweifellos erscheint, dass die Scheidewandbildung durch Vereinigung zweier von den Seiten her eingestülpter Entodermfalten mit coulissenartiger Mesodermgrundlage gebildet wird". *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft zu Basel.*

erkennen lässt. Durch diese Gegend ist der in Textfiguren 35 und 36 wiedergegebene Schnitt gegangen. In den späteren Stadien hat die Scheidewand zwischen Darm und Sinus urogenitalis die Cloakenmembran erreicht, es ist eine völlige Scheidung der entodermalen Cloake erfolgt, der primitive Damm ist gebildet. Da jetzt aber in dem Bereich der Cloakenmembran wieder Andeutungen einer Rinne aufgetreten sind, kann man vielleicht in diesen Stadien wieder von einer ektodermalen Cloake sprechen.

Jetzt haben wir eine flache Rinne vor uns, welche von der Schwanzwurzel bis aufwärts in das Gebiet des inzwischen gebildeten Geschlechtshöckers zieht. Diese Rinne wird zerlegt dadurch, dass sich der definitive Damm bildet. Dieser definitive Damm verdankt seinen Ursprung denselben Vorgängen, welche das Verschwinden des Steisshöckers unter die Oberfläche des Embryo bedingten, nämlich einer Wucherung des mesodermalen Gewebes in der Umgebung des Anus. Die Wucherungen treten zunächst hinter dem Anus auf, dann erscheint die ektodermale Anusgrube als eine senkrecht zur Geschlechtsrinne verlaufende Spalte. Später greifen die Mesodermwucherungen nach den Seiten dieses Spaltes über, und sie vereinigen sich von der Tiefe aus nach der Oberfläche, so dass so eine Fortsetzung des primitiven Dammes und ein richtiger ektodermaler Aftertrichter entsteht, ein Proctodaeum, das freilich nicht in dem alten Sinne durch Einstülpung zu Stande gekommen ist. Es ist nicht unmöglich, dass dieser Entwickelungsgang so aufgefasst werden kann, dass der ursprünglich hinter dem After gelegene Mesodermwulst von den beiden Seiten, wo sich die Ansätze der jetzt stark wachsenden unteren Extremitäten besonders dorsal (Glutaei) mächtig entwickeln, nach vorn und der Mitte zu gedrängt wird. Man würde dann zu einer Auffassung kommen, wie sie Reichel bei seiner Darstellung vertritt, doch muss man die Analhöcker im Reichel'schen Sinne jedenfalls fallen lassen.

Zusammenfassung.

Fassen wir noch einmal das zusammen, was wir über die Cloake des Menschen und ihre Schicksale erfahren haben, so können wir sagen: Der menschliche Embryo hat in frühen Stadien eine sehr ausgedehnte entodermale Cloake, die sich aber nie durch einen Cloakenafter, wenn wir die Prenant'sche Bezeichnung gebrauchen wollen, frei nach aussen öffnet, sondern durch eine Cloakenmembran (Analmembran der früheren deutschen Autoren, Kölliker, Strahl u. s. w.; Membrane cloacale, Tourneux) geschlossen bleibt, so lange sie besteht. Eine ektodermale Cloake ist nur in Spuren und zeitweilig gar nicht nachzuweisen. Die entodermale Cloake wird durch eine frontale Scheidewand in einen ventralen und in einen

dorsalen Abschnitt getheilt; aus dem ventralen Abschnitt entsteht der grösste Theil vielleicht die ganze Harnblase, die Harnröhre und der Sinus urogenitalis bis zur Cloakenmembran, der dorsale geht in den entodermalen Abschnitt des Rectum über. Hat die frontale Scheidewand die Cloakenmembran erreicht, so ist damit der primitive Damm gebildet; es folgt dann die Trennung der sehr rudimentären ektodermalen Cloake durch den definitiven Damm. Dorsal von dem definitiven Damm liegt dann die ektodermale Aftergrube (Proctodaeum), ventral der ektodermale Theil des Sinus urogenitalis.

III. Die Cloakenmembran und ihre Umbildungen.

Cloakenmembran nenne ich, wie bereits im vorigen Abschnitt auseinandergesetzt wurde, indem ich mich auf Born's Vorschlag Tourneux anschliesse, die Membran, welche die entodermale Cloake nach aussen abschliesst, die Aftermembran der deutschen Autoren, die Membrane cloacale Tourneux's. Die jüngsten Stadien der Cloakenmembran sind beim Menschen nicht bekannt; da sich aber in späteren Stadien die Cloakenmembran beim Menschen genau so verhält, wie bei Säugern, so dürfen wir wohl mit Sicherheit annehmen, dass sich beim Menschen die Cloakenmembran in derselben Weise aus dem hinteren Ende des Primitivstreifens bildet, wie bei den von mehreren Seiten (Kölliker, Strahl, Carius, Bonnet, Verf.) untersuchten Säugethieren. Wir sind dazu um so mehr berechtigt, da die Resultate der verschiedenen Autoren im Wesentlichen durchaus übereinstimmen. Auch lässt sich dafür geltend machen, dass es mir ja bei dem Embryo *EB* gelungen ist (vergl. Taf. VI, Fig. 37 bis 44) an der ventralen Seite des Caudalendes bis in die Nähe der Aftermembran Reste des Primitivstreifens aufzufinden. Bei dem jüngsten hierauf untersuchten menschlichen Embryo, eben dem Embryo *EB* der His'schen Sammlung, bestand die Aftermembran deutlich aus zwei Zellblättern, einem äusseren ektodermalen und einem inneren entodermalen, von denen das innere, wie die Figg. 29 bis 34, Taf. VI zeigen, bedeutend mächtiger ist, da sie etwa $^4/_5$ der Gesammtdicke der Cloakenmembran beträgt. Die Länge der Cloakenmembran beträgt 0·26 ^{mm} am Modell gemessen, ihre Breite in dem cranialen Ende (vergl. Fig. 29) 0·02 ^{mm}, ihre Breite weiter caudal in der Höhe der Fig. 31, abgesehen von der starken Vorwölbung 0·1 ^{mm}, noch weiter caudal (vergl. Fig. 33) wieder nur 0·05 ^{mm}. Die Dicke der Cloakenmembran beträgt in der Höhe von Fig. 31 0·05 ^{mm}, wovon 0.04 ^{mm} auf das Entoderm und nur 0·01 ^{mm} auf das Ektoderm kommen. Am caudalen Ende ist die Cloakenmembran ziemlich stark vorgewölbt, im cranialen Bezirk liegt sie in einer flachen Rinne, die seitlich von zwei Wülsten

begrenzt wird. Die Cloakenmembran erreicht bei dem Embryo *EB*, wie nochmals hervorgehoben werden mag, das craniale Ende der Cloake nicht.

Bei dem nächst älteren Embryo *H. s. J.* 4·2 mm, grösste Länge, ist Ektoderm und Entoderm im Bereich der Cloakenmembran nicht mehr zu unterscheiden. Die Cloakenmembran liegt in einer seichten Rinne und reicht bis an das craniale Ende der Cloake. Ihre Länge beträgt 0·46 mm. Die Cloakenmembran ist also nicht unwesentlich gewachsen. Bei dem Embryo *H. s. for.* ist die Cloakenmembran absolut kürzer wie bei dem bedeutend jüngeren Embryo *H. s. J.*, nämlich 0·35 mm lang. Wie die Vergleichung bei den Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge zeigt, muss die Verkürzung der Cloakenmembran von der cranialen Seite aus stattgefunden haben. Die Cloakenmembran reicht jetzt, trotzdem doch der craniale Abschnitt der Cloake aufgetheilt ist, nicht mehr bis an das craniale Ende der Cloake. Im Bereiche der Cloakenmembran findet sich keine Rinne mehr. Die Breite der Cloakenmembran beträgt am cranialen Ende 0·025 mm, in der Mitte 0·12 mm, am caudalen Ende 0·06 mm. Diese Dimensionen haben also gegenüber dem Embryo *EB* nicht wesentlich zugenommen, dagegen ist die Dicke der Cloakenmembran auf 0·1 mm, also auf das Doppelte gestiegen. Ektoderm und Entoderm ist auch bei diesem Embryo im Bereich der Cloakenmembran nirgends zu unterscheiden.

Bei dem Embryo *H. s. Bul.* ist die Cloakenmembran wesentlich dicker geworden, ihre Länge beträgt 0·50 mm, sie ist durch den sich bildenden Cloakenhöcker, in dessen Bereich sie hineinragt, beeinflusst. An dieser Stelle müssen wir die Frage berühren, ob bei den sich hier abspielenden Entwickelungsvorgängen noch Ektoderm in die Cloakenmembran übertritt, oder ob ihre Dickenzunahme allein aus eigenem Zellmaterial erfolgt. Wenn man sich die Anlagen der Geschlechtsfalten in ihren mesodermalen Bestandtheilen stark wachsend denkt und sich einmal vorstellt, dass sie median getrennt wären, so würde natürlich auch ihre mediane Seite von Ektoderm überzogen sein. Stellt man sich nun vor, dass sich dann in einem späteren Stadium beide Genitalplatten aneinander legen und verschmelzen, so würde natürlich die im Cloakenhügel zwischen den Anlagen der Genitalfalten liegende Epithelplatte wesentlich aus Ektoderm bestehen, trotzdem der primäre Antheil des Ektoderms an der Cloakenplatte, wie das Embryo *EB* zeigt, sehr gering ist. Im Grunde dieselben Vorgänge können sich nun natürlich auch abspielen, ohne dass die Anlagen der Genitalfalten je getrennt sind; die Genitalfalten können sich im gleichen Tempo, wie sie vorwachsen, auch immer aneinander legen. So denkt sich Born die Sache. Er sagt S. 496 seines mehrfach angeführten Referates:

„Derselbe Process, der zur Bildung eines Stückes mesodermaler Bauchwand in der Medianebene zwischen Leibesnabel und vorderem Ende der

Cloakenmembran führte, das Vorwachsen der seitlichen Körperwände gegen die Mittellinie hin, erstreckt sich aber nun sehr bald noch weiter caudalwärts. Auch neben der Cloakenmembran wachsen die seitlichen Körperwände gegen die Mittellinie hin vor. Hier verdrängen sie die Cloakenmembran aber nicht, sondern erheben sich über derselben in Form eines Höckers, indem sie sich gleichzeitig unter Verschmelzung ihrer Ektodermüberzüge an einander legen. Dieses Vorwachsen ist am stärksten dicht vor und neben dem vorderen Ende der Cloakenmembran und nimmt von da in caudaler Richtung bis dicht hinter das Ende der Cloakenmembran hin allmählich ab".[1]

Ich gebe zu, dass man sich die in Frage kommenden Entwickelungsvorgänge so vorstellen kann, aber ich muss ausdrücklich betonen, der Beweis, dass der Entwickelungsprocess wirklich in dieser Weise vor sich geht, und dass demnach die Epithelplatte im Cloakenhöcker wesentlich ektodermal ist, ist nicht geführt und ist bis jetzt nicht zu führen. Die Frage, wieviel Ektoderm und wieviel Entoderm sich an dem Aufbau der Cloakenplatte betheiligt, muss unentschieden bleiben. Tritt kein Ektoderm nachträglich in die erste Anlage der Cloakenmembran ein, und ist die Wachsthumsenergie in ihren entodermalen und ektodermalen Bestandtheilen die gleiche, dann überwiegt der Antheil des Entoderms bei Weitem.

Hat die frontale Scheidewand, welche die Cloake in die Harnröhre, Harnblase und Sinus urogenitalis einerseits und den Darm andererseits trennt, die Cloakenmembran erreicht, so ist diese dadurch in zwei Theile zerlegt, in einen vorderen, die Urogenitalmembran, welche sich inzwischen

[1] Wahrscheinlich stützt sich Born hierbei auch auf die Angaben von Retterer und Nagel. Nagel sagt: „Bei menschlichen Embryonen von 11—13 mm Länge sieht man bei Betrachtung des Schwanzendes eine längsovale Grube, welche etwa von det Basis des Steisshöckers bis zur Spitze des Geschlechtshöckers sich erstreckt und deren Ränder verdickt sind. In diese Grube (Cloake) mündet — wie besonders an Längsschnitten deutlich zu erkennen — hinten der Darm, vor diesem der Canalis urogenitalis (Sinus urogenitalis). Zwischen beiden befindet sich ein etwa 0·3 mm dickes Septum. Wolff'sche und Müller'sche Gänge (Geschlechtsstrang im Sinne von Thiersch) münden hoch oben in den Canalis urogenitalis ein und kommen bei Beschreibung der Grube zunächst nicht in Betracht. Es münden also auf dieser Entwickelungsstufe nur zwei Canäle (der Darm und der Canalis urogenitalis) in die Grube ein, welche, wenn man die Verhältnisse beim Erwachsenen zum Vergleiche heranzieht, von dem hinteren Rande des Anus bis zum vorderen Rande der Urethralmündung (bezw. bis zum Frenulum clitoridis) reichen würde. Die Grube verhält sich vollkommen gleich bei beiden Geschlechtern. Alsbald verkleben bei beiden Geschlechtern die epithelialen Wände des vorderen Theiles der Grube; an der verklebten Stelle sieht man äusserlich einen länglichen schmalen Wulst (Tourneux), welcher in der Regel auf der Spitze des Geschlechtshöckers mit einem Epithelhörnchen endet." Dass diese Darstellung den Thatsachen entspricht, davon habe ich mich nicht überzeugen können.

bereits zu einer sagittal gestellten Urogenitalplatte umgebildet hat und in die Verschlussplatte des Darmes, die man nun wohl passend Analmembran nennen kann. Durch die Ausbildung des definitiven Dammes kommt diese Analmembran in die Tiefe der ektodermalen Analgrube zu liegen und giebt so die Grenze zwischen ektodermalem und entodermalem Gebiet des Rectum an. Diese Analmembran erhält sich noch längere Zeit, bei dem ältesten, von mir untersuchten Embryo, bei *Lo* der His'schen Sammlung ist sie, wie Taf. V, Fig. 17 und Taf. VII, Fig. 55 zeigen, noch geschlossen. Wie die Verhältnisse bei den Embryonen *Ob* und *FM* liegen, erläutern die Textfiguren 62 bis 67 und 73 bis 78. In den Figg. 48 bis 50, Taf. VII sieht man auch, wie das Ektoderm der Analgrube durch eine typische Deckschicht ausgezeichnet ist.

Früher wie der After kommt der Sinus urogenitalis zum Durchbruch, und zwar zunächst dicht vor dem primären Damm. Die Profilconstruction von *Hg*, Taf. V, Fig. 16 und die Sagittalschnitte durch die Embryonen *Ob* und *FM*. Textfiguren 61 bis 69 und 78 bis 82 geben darüber Rechenschaft. Auch bei dem Embryo *H. s. Brn.* 1 hat sich der Sinus urogenitalis kurz vor dem eben gebildeten primären Damm nach aussen geöffnet, während der Anus noch verschlossen ist. Dem Durchbruch des Sinus urogenitalis an der bezeichneten Stelle folgt der von Reichel treffend als die Entfaltung der Urogenitalplatte bezeichnete Entwickelungsvorgang, d. h. es beginnen die Epithelien der Urogenitalplatte aus einander zu weichen; es bildet sich die Urogenitalrinne. Mit diesen Entwickelungsvorgängen schliessen für diesmal meine Untersuchungen ab.

IV. Die Umbildung des Schwanzes in den Steisshöcker und die Rückbildung des Schwanzdarmes.

Dass dem menschlichen Embryo ein wirklicher äusserer Schwanz mit einem Schwanzdarm zukommt, habe ich in einer früheren Arbeit dargelegt.[1] In jener Arbeit habe ich auch ausgeführt, wie man im Wesentlichen auf vergleichend anatomischer Grundlage, eine befriedigende Definition des Begriffes Schwanz aufstellen kann. Ich komme hier auf diese Frage wesentlich deswegen noch einmal zurück, weil die mitgetheilten Abbildungen der Modelle das Vorhandensein eines äusseren Schwanzes und die Art seiner Rückbildung so klar erkennen lassen. Bei den beiden jüngeren der dargestellten Embryonen (*EB* der His'schen Sammlung, Figg. 1

---

[1] Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. *Dies Archiv*. Anat. Abthlg. 1891. S. 352.

und 2, Taf. III; Fig. 12, Taf. V und Figg. 18 bis 46, Taf. VI) kann man noch nicht von einem Schwanze, sondern nur von einer Schwanzanlage, bezw. einer Schwanzknospe sprechen, da noch nicht alle Segmente des Rumpfes sich herausgebildet haben. Auch tritt äusserlich das Caudalende des Embryo nicht schwanzartig aus einer Rumpfanlage hervor. — Die Anlage des Schwanzdarmes ist aber trotzdem, wenn auch klein, so doch nicht zu verkennen. — Gegenüber dem Embryo *EB* (3 mm grösste Länge) zeigt der Embryo *H. s. J.* (4·2 mm grösste Länge) unverkennbare Fortschritte in der Ausbildung des Schwanzes. Das Caudalende dieses Embryo macht zunächst bei äusserer Betrachtung einen durchaus schwanzartigen Eindruck. Die Zählung der Segmente ergiebt, wie in der früheren Arbeit gezeigt, 34 deutliche Segmente, von denen das erste aber wohl noch der Occipitalregion zuzuzählen ist. Demnach hat der Embryo wohl nicht mehr Segmente als der erwachsene Mensch, wenn auch freilich zu diesen Segmenten noch eine in Differenzirung begriffene Schwanzknospe kommt. Wenn trotzdem der Embryo einen äusseren Schwanz zeigt, so erklärt sich das aus der Configuration der Umgebung. Das was später als innerer Schwanz beim Menschen ein unter der Oberfläche des Körpers verborgenes Dasein fristet, sieht hier keck in die Aussenwelt hervor. Bei den älteren Embryonen werden wir sehen, wie die Umbildung dieses äusseren Schwanzes in den inneren vor sich geht. Der Schwanzdarm des Embryo *H. s. J.* ist gut ausgebildet. — Beim Embryo *H. s. for.* finden wir den Schwanz morphologisch in der Nähe seines Culminationspunktes. Der Embryo zählt 35 Rumpfsegmente und einen caudalen Mesodermrest, der etwa die Länge von zwei Segmenten hat, er hat also, rechnen wir den caudalen Mesodermrest als ein Segment, sechs Schwanzsegmente aufzuweisen und übertrifft hiermit den ausgebildeten Menschen. Auf die Beobachtungen, welche mehr Caudalsegmente ergeben haben, als der Embryo *H. s. for.* bin ich in meiner Arbeit genauer eingegangen und kann hier auf meine früheren Darlegungen verweisen. Es geht aus meinen, dort gegebenen Ausführungen hervor, dass Embryonen mit wesentlich mehr caudalen Segmenten bis dahin nicht gefunden sind, und ich glaube auch, dass nicht viel Aussicht vorhanden ist, solche zu finden. Der Schwanzdarm hat bei Embryo *H. s. for.* eine beträchtliche Länge, aber er ist dünn ausgezogen und zeigt dicht caudal von der Cloake bereits Spuren der beginnenden Rückbildung. Diese Rückbildung des Schwanzdarmes macht schnelle Fortschritte. Bei dem Embryo *H. s. Bul.* 1 meiner Sammlung ist, wie in meiner früheren Abhandlung gezeigt a. a. O., S. 379 und 380 und Fig. 13*b*, Taf. XIX nur noch ein, in keiner näheren Beziehung zum übrigen Darm mehr stehender, Rest des Schwanzdarmes vorhanden. Im Uebrigen aber imponirt das Caudalende des Embryo, wie das aus Fig. 6, Taf. I hervorgeht, trotzdem das endstän-

dige Mesoderm mitgerechnet, nur 36 Rumpfsegmente vorhanden sind, durchaus als äusserer Schwanz. Das Schwanzende überragt übrigens die caudale Grenze des 35. Urwirbels um die Länge der letzten vier Urwirbel. Ja der Schwanzcharakter dieses Caudalendes tritt äusserlich deutlicher hervor, als bei dem Embryo *H. s. for.*, weil der Rumpfabschnitt und die Extremitäten des Embryo weiter ausgebildet sind, und so der Unterschied zwischen Rumpf und Schwanz deutlich hervortreten kann. — Dem durch den Embryo *H. s. Bul.* 1 vertretenen Stadium der Schwanzentwickelung gegenüber, zeigt der Embryo *Hg* (His'sche Sammlung) die deutlichsten Spuren der Rückbildung. Wir sehen, wie der Schwanz zerfällt in einen kurzen dicken Basaltheil und in eine ebenso kurze Spitze, vergl. Fig. 7, Taf. IV. Immerhin kann man beim Embryo *Hg* zweifellos noch von einem äusseren Schwanz reden, aber dieser Schwanz ist im Begriff in zwei Abschnitte zu zerfallen, in den Steisshöcker, der definitiv als innerer Schwanz des Menschen erhalten bleibt, wenn er auch unter der Körperoberfläche des Menschen untertaucht, verschwindet, und in den Schwanzfaden, der gänzlich zu Grunde geht, abgestossen, vielleicht theilweise auch resorbirt wird. Wir werden in älteren Stadien sehen, dass gerade für den Menschen die Bezeichnung Schwanzfaden als nicht sehr treffend erscheint, da beim Menschen das der Rückbildung bestimmte, caudalste Ende des Schwanzes keineswegs die Gestalt eines Fadens, sondern die eines Knöpfchens oder einer Quaste hat, so dass man wohl von einem embryonalen Schwanzknöpfchen oder von einer embryonalen Schwanzquaste des Menschen reden könnte. Bei den älteren, in meiner Arbeit hier berücksichtigten Embryonen, erkennen wir bei dem Embryo *Ob* (vergl. Textfiguren 61 bis 69, S. 88) an den dargestellten Sagittalschnitten recht gut die Gliederung der Schwanzanlage in Steisshöcker und Schwanzfadenabschnitt. Der Embryo *FM* zeigt dann schon einen ausgesprochenen Steisshöcker und an demselben eine sehr kleine Schwanzquaste, wie das in den Textfiguren 81, 81*a* u. 82, S. 93 an Sagittalschnitten zur Geltung gekommen ist. Der Embryo *H. s. Brn.* 1 hatte schon einen ausgesprochenen Steisshöcker; obgleich ich an ihm eine Schwanzquaste nicht aufgefunden habe, ist es leicht möglich, dass er ursprünglich noch ein solches Gebilde hatte. Es ist ja klar, wie leicht das zarte Gebilde durch eine zufällige Beschädigung spurlos zu Grunde gehen kann. Jedenfalls wies der doch nicht unbeträchtlich ältere Embryo *Lo* noch eine Schwanzquaste auf. Dieselbe ist im Modell nicht mit dargestellt worden, aber in der Profilreconstruction hat sie Berücksichtigung erfahren, vergl. Taf. V, Fig. 17). Wie ein kleines Höckerchen, was ich an der ventralen Seite der Schwanzanlage bei den Embryonen *Ob* und *FM* fand und in den Textfiguren 64, 68 und 79 und auf Taf. VII, Fig. 47 unter der Bezeichnung *Z* abbildete, aufzufassen ist, möchte ich zunächst noch dahingestellt sein

lassen und mich mit der Feststellung seines Vorkommens begnügen. Auf einen anderen Punkt jedoch möchte ich noch die Aufmerksamkeit lenken. Man kann an den Sagittalschnitten durch die Embryonen *Ob* und *FM* (Textfiguren 61 bis 69 und 73 bis 82) und an den Modellen nach den Embryonen *Hg* (Taf. IV, Fig. 7), *H. s. Brn.* 1 und *Lo* (Taf. IV, Fig. 9) sich eine Vorstellung davon bilden, in welcher Weise der Steisshöcker allmählich unter der Körperoberfläche verschwindet. Nachdem in den jüngeren Stadien bis zu einer Entwickelungsstufe, wie sie der Embryo *H. s. Bul.* 1 (Taf. III, Fig. 6) aufweisst, die Schwanzanlage frei hinausragt, finden wir bei älteren Embryonen den Schwanz mit seiner Wurzel der ventralen Rumpfwand hinter dem After so fest angepresst, dass sich hier zwischen After und Schwanzwurzel nur eine Epithellamelle befindet, deren Zusammensetzung aus zwei Blättern an günstigen Schnitten zu erkennen ist. Aehnliche Verhältnisse sind von Tourneux am Schafe gesehen worden. Tourneux bezeichnet diese Epitheleinsenkung unter der Schwanzwurzel als dépression souscaudale du intégument externe.[1] Man sieht sie auch an den von mir gegebenen Textfiguren 61 bis 69 deutlich genug. Diese Epithelleiste, welche in den citirten Bildern so deutlich hervortritt, ist nur eine vorübergehende Bildung, und ihr Verschwinden hängt mit dem Verschwinden des Steisshöckers unter die Körperoberfläche eng zusammen. Das Bindegewebe nämlich zwischen dem hinteren Rande des primitiven After und der Schwanzwurzel beginnt zu wuchern und bildet bald einen deutlichen Wulst, den ich als postanalen Wulst bezeichnen will. Dieser postanale Wulst, der in den Textfiguren 61 bis 69 und 73 bis 81 gut zur Geltung kommt, kann gelegentlich in der Medianebene eine seichte Einsenkung zeigen, auch kann man auf ihm Höckerbildungen, wie sie Nagel und Tourneux beschrieben, erkennen. Eine derartige Ausbildung dieser Höcker, wie sie Reichel in seiner Arbeit[1] darstellt, habe ich nie gesehen, und ich darf wohl annehmen, dass in Reichel's Figur diese sog. Analhöcker mit Absicht stark übertrieben gezeichnet sind, um sie recht hervortreten zu lassen. Soweit ich diese Entwickelungsvorgänge bis dahin übersehen kann, möchte ich diesen gelegentlich bald stärker, bald schwächer ausgebildeten Höckern nur eine untergeordnete Bedeutung zuschreiben und sie als das Product von Unregelmässigkeiten in dem Wachsthum des postanalen Mesodermwulstes auffassen, denen keine besondere Wichtigkeit beizumessen ist.

---

[1] Man vergl. Figg. 7, 9 und 10, Taf. XV von Tourneux's Arbeit: Du tubercule génital et de l'anus. *Journal de l'anatomie et de la physiologie.* 1888.

[2] Die Entwickelung des Dammes u. s. w. *Zeitschrift für Geburtshülfe und Gynäkologie.* Bd. XIV. Fig. 1. Taf. I.

Dagegen ist es sehr wichtig, die Folgen des Auswachsens des Mesodermwulstes auf die Umbildung der subcaudalen Epidermisplatte und auf den Steisshöcker in's Auge zu fassen. Die subcaudale Epidermisplatte wird nämlich bei der Vorwucherung des postanalen Mesodermwulstes einfach zur Epithelbedeckung dieses Wulstes aufgebraucht, und so wird durch das Vorwachsen des postanalen Mesodermwulstes auch die ventrale Seite des Steisshöckers ihres epithelialen Ueberzuges beraubt; der Steisshöcker tritt gegenüber dem postanalen Wulst, den er anfangs mächtig überragte, mehr und mehr zurück und verschwindet so unter die Oberfläche. Man kann diesen Vorgang an der Hand der dargestellten Profilconstructionen und den Sagittalschnitten durch die Embryonen *Ob* und *FM* Schritt für Schritt verfolgen.

Auf der Profilconstruction nach dem Embryo *H. s. Bul.* 1, Taf. V, Fig. 15, ist die subcaudale Epithelplatte noch nicht angelegt, man sieht aber, wo sie sich bilden wird. In der Profilconstruction nach dem Embryo *Hg*, Taf. V, Fig. 16 ist die Anlage der subcaudalen Epithelplatte deutlich, der postanale mesodermale Wulst kaum angedeutet, die Schwanzanlage ragt mächtig über ihn hinweg. Bei dem Embryo *Ob*, Textfiguren 61 bis 69 ist die subcaudale Epithelplatte stark ausgebildet; an manchen Schnitten erkennt man, wie diese Epithelplatte sich eigentlich aus zwei Blättern zusammensetzt, deren eines die hintere Fläche des postanalen Wulstes, dessen anderes die ventrale Fläche des Schwanzes bekleidet. Der postanale Wulst ist gewachsen, die Schwanzanlage ist weiter rückgebildet, doch überragt sie den postanalen Wulst immer noch mächtig. Die Sagittalschnitte durch den Embryo *FM* zeigen uns die Textfiguren 73 bis 82, S. 93. Die subcaudale Epithelplatte ist durch das mächtige Wachsthum des postanalen Wulstes aufgebraucht, zwischen dem postanalen Wulst, der dem Steisshöcker an Grösse kaum nachsteht, und dem Steisshöcker sehen wir eine nicht sehr tiefe Rinne. Wird durch Wucherung des postanalen Wulstes und des Bindegewebes im Grunde dieser Rinne diese ausgeglichen, dann ist der Steisshöcker unter die Oberfläche gedrängt. Dieser Umstand ist nun bei dem Embryo *Lo*, wie es die Abbildungen Taf. IV, Fig. 9 und Taf. V, Fig. 17 zeigen, noch nicht vollständig erreicht, aber dass wir uns ihm bereits stark annähern, zeigt die Profilconstruction. Der postanale Wulst erscheint hier eher bedeutender als der Steisshöcker. Die Furche zwischen postanalem Wulst und Steisshöcker ist flach, das Epithel in ihr zeigt sich etwas verdickt. Es bedarf jetzt nur noch eines sehr geringen weiteren Vorschreitens der geschilderten Entwickelungsvorgänge, dann ist der Steisshöcker im Profil ganz von der Oberfläche verschwunden. Wie hier an der ventralen Seite des Steisshöckers, so findet auch von den beiden lateralen Seiten eine Ueberwachsung des Steisshöckers durch die angrenzen-

den Theile statt; dass diese durch die starke Ausbildung des Beckens und der unteren Extremitäten bedingt wird, liegt klar auf der Hand und braucht deshalb nicht weiter ausgeführt zu werden. In einem früheren Aufsatze[1] wies ich schon darauf hin, wie phylogenetisch diese Vorgänge wohl in Verbindung mit dem aufrechten Gang des Menschen zu bringen sind. Man kann besonders, wenn man die Vorgänge im ventralen Bereiche des Steisshöckers in's Auge fasst, sagen, der Steisshöcker wird von den ihn umgebenden Theilen überwachsen und die Haut, welche ihn überkleidete, wird ihm dabei abgezogen und zur Bedeckung dieser stärker wachsenden Nachbartheile mit verbraucht. Es geht dem Steisshöcker hier ähnlich wie dem Penis bei grossen Leistenhernien, wo ja der Penis durch die starke Ausdehnung der umgebenden Theile seiner Haut mehr und mehr beraubt wird und schliesslich ganz unter der Oberfläche verschwindet, so dass solche Kranke bei äusserer Inspection keine Spur des Penis zeigen, sondern vielmehr aus einer Vertiefung in ihrer Bruchgeschwulst uriniren. Besonders soll zum Schlusse dieses Abschnittes noch darauf hingewiesen werden, dass bei dieser Aufnahme des Steisshöckers in den Rumpf auch etwaige vom Schwanzdarm stammende Epithelreste mit in den Rumpf aufgenommen werden. Solche Epithelreste würden, während sie ja zunächst caudal vom After lagen, dann dorsal vom Rectum zu liegen kommen und können bei den ungleichmässigen Wachsthumsenergien, welche bei den verschiedenen Theilen dieser Gegend herrschen, wohl gelegentlich ziemlich hoch hinauf verschleppt werden. Es scheint mir, mit Rücksicht auf die praktisch so bedeutungsvollen Geschwülste dieser Gegend, besonders auf die Rectalcarcinome, nicht unwichtig, diese Verhältnisse hervorzuheben.

V. Die Entstehung des definitiven Afters.

Ueber die Entstehung des definitiven Afters soll hier nur noch einmal hervorgehoben werden, dass derselbe nicht an der schliesslichen Durchbruchstelle der Aftermembran, also an der Grenze von Ektoderm und Entoderm liegt, sondern dass der definitive After ganz im Gebiet des Ektoderms gelegen ist. Eine ektodermale Einstülpung kommt dabei freilich nicht zu Stande, sondern das ektodermale Endstück des Darmes entsteht dadurch, dass zunächst hinter dem After, zwischen ihm und der Schwanzwurzel der postanale Wulst entsteht. Später greift dann die Mesodermwucherung auch auf die Seiten des Afters über und aus der Tiefe auf-

[1] Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. *Dies Archiv*. Anat. Abthlg. 1891. S. 387.

wärts vereinigen sich diese Mesodermanlagen über dem primitiven Damm. Während so der definitive Damm sich bildet, entsteht in Folge der gleichen Entwickelungsvorgänge die ektodermale Aftergrube. Genauer sind diese Verhältnisse schon in den Abschnitten II, III und IV geschildert worden, und ich bitte besonders II S. 126, III S. 129 und 130, IV S. 133 ff. zu vergleichen.

VI. Das Verhalten der Wolff'schen und Müller'schen Gänge und der Ureteren zu einander, zur Cloake, zum Sinus urogenitalis und zu der Harnblase.

Dass die Wolff'schen Gänge auch beim Menschen zunächst in die Cloake einmünden, ist schon seit längerer Zeit bekannt. Ich habe dies bereits früher auf Grund meiner Modelle bestätigt und besonders darauf hingewiesen, dass diese Einmündungsstelle zunächst weit ventral in der Nähe der Aftermembran liegt. Ich habe auch gezeigt, wie weiter eine Verlagerung der Einmündungsstelle der Wolff'schen Gänge zu Stande kommt. Es muss das Wandstück zwischen Cloakenmembran und der Einmündungsstelle der Wolff'schen Gänge verhältnissmässig stärker wachsen als die Umgebung und so die Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge von der Cloakenmembran entfernen. Es muss ferner der Cloakentheil, in welchen die Wolff'schen Gänge einmünden, aufgetheilt werden. Diese Auftheilung geschieht derart, dass bei dem Herabsteigen der frontalen Scheidewand die Einmündungsstelle der Wolff'schen Gänge dem ventralen Theilstück zugetheilt wird, einem Hohlraum, der sich noch nicht in die Anlage von Harnblase und Harnröhre gesondert hat. Schon bevor die frontale Scheidewand (das Septum Douglasii mancher Autoren) die Ausmündungsstelle der Wolff'schen Gänge in caudaler Richtung überwachsen hat, sprossen aus den Wolff'schen Gängen die Nierenknospen hervor, wie das seiner Zeit von Kupffer [1] beim Schafsembryo entdeckt wurde, und wie es auch schon beim Menschen durch vielfache Beobachtungen von His [2] längst hätte allgemein bekannt sein können. Für den Menschen existiren freilich auch andere Angaben, und zwar von keinem geringeren als von Kölliker. Nach den Mittheilungen von Kölliker [3] sollen die ersten Nierenanlagen

[1] Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtssystems. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1865 und 1866. Bd. I und II. — Vergl. auch Riede, Untersuchungen zur Entwickelung der bleibenden Niere. *Dissertation.* München 1887.

[2] Vergl. seine *Anatomie menschlicher Embryonen.*

[3] Trotzdem ist es nicht durchaus nothwendig, dass Kölliker's Angaben ein Beobachtungsfehler zu Grunde liegt. Zunächst muss hervorgehoben werden, dass

bei zwei menschlichen Embryonen von 8 und 8·5 mm Länge direct mit dem Sinus urogenitalis zusammenhängen. Vielleicht hat Gegenbaur in der Darstellung seines Lehrbuches diese Angaben im Auge. Jedenfalls ist aber der von Kupffer entdeckte und dann von His auch beim Menschen aufgezeigte und auch von anderer Seite mehrfach bestätigte Entwickelungsmodus der Nierenknospen der normale. Auch ich habe ihn bei mehreren menschlichen Embryonen und bei einer ganzen Anzahl von Säugerembryonen beobachtet, während ich niemals ein directes Hervorwachsen der Nierenknospen aus dem Sinus urogenitalis beobachten konnte.

Zunächst wollen wir jetzt erörtern, auf welche Weise die Ureteren, die entsprechend ihrer Entwickelung zuerst indirect durch das Endstück der Wolff'schen Gänge in den noch nicht in Harnröhre und Harnblase getheilten, aus dem ventralen Theil der Cloake entstandenen Hohlraum einmünden, eine selbständige Mündungsstelle erlangen, und wodurch diese Mündungsstelle von der Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges abrückt. Um diese Vorgänge richtig aufzufassen, müssen wir ausserdem hervorheben, dass die Ureteren ihr Verhalten gegenüber den Wolff'schen Gängen schon ändern, bevor sie selbständig werden. Während zunächst die Nierenknospe dorsal, ja mediodorsal aus dem Wolff'schen Gang hervorsprosst, finden wir, dass die Einmündungsstelle des Ureters in die Wolff'schen Gänge allmählich ganz auf die laterale Seite herüberrückt. Gleichzeitig mit diesem Entwickelungsvorgang bahnt sich die Trennung von Wolff'schem Gang und Ureter dadurch an, dass das Stück des Wolff'schen Ganges, welches caudal von der Einmündung des Ureters liegt, immer kürzer wird. Dieser Vorgang ist nicht anders zu erklären, als dass man mit Mihalkowicz annimmt, dass das Endstück des Müller'schen Ganges — Allantoisschenkel nennt es Mihalkowicz — allmählich in die noch ungetrennte Blasenharnröhrenanlage aufgenommen wird. Es geht also — und das möchte ich noch besonders hervorheben — ein Theil der Harnblasen-Harnröhrenanlage aus den Wolff'schen Gängen hervor. In den von mir in dieser Arbeit dargestellten Modellen sind alle Uebergangsstadien des geschilderten Processes kenntlich. *H. s. f.* zeigt das erste Hervorsprossen der Nierenknospe (vergl. Figg. 4, 5 *a* und *b*, Taf. III, Fig. 14,

---

Kölliker's Embryonen schwerlich die allererste Anlage der Nierenknospe zeigten. Es wäre dann an die Möglichkeit zu denken, dass die caudalen Enden der Wolff'schen Gänge in den von Kölliker beobachteten Fällen aussergewöhnlich schnell in die Harnblasen, Harnröhrenanlage aufgenommen sein könnten. Wie aber schon im Text hervorgehoben wurde, es liegen — die Richtigkeit der Beobachtung vorausgesetzt — jedenfalls keine normalen Verhältnisse vor. — Einige Beobachtungen über die Organe menschlicher Embryonen. *Sitzungsberichte der phys. med. Gesellschaft zu Würzburg.* 1883. S. 85.

Taf. V und Textfiguren 14—16). Bei *H. s. Bul.* 1 ist die Einmündungsstelle des Ureters in den Wolff'schen Gang auf die laterale Seite dieses Ganges übergetreten. Das Stück des Wolff'schen Ganges, welches zwischen der Einmündungsstelle des Ureters und der Ausmündungsstelle des Wolff'schen Ganges liegt, ist nur noch kurz. (Man vergleiche dazu die Textfiguren 31—33; Taf. III, Fig. 6 und Taf. V, Fig. 15.) Auf das Stadium, bei welchem die Trennung zwischen den Wolff'schen Gängen eben vollendet ist und Ureter und Wolff'scher Gang demgemäss dicht bei einander einmünden, habe ich lange vergebens gefahndet, fand es dann aber in der His'schen Sammlung in zwei Exemplaren vertreten. Den einen dieser Embryonen habe ich modellirt und das Modell ist Taf. IV, Fig. 7 wiedergegeben. Auf die Wiedergabe eines bei 150facher Vergrösserung entworfenen Modells habe ich verzichtet, weil an den Abbildungen nach denselben die Vorgänge nicht wesentlich klarer zur Anschauung gekommen wären. Wie rücken nun die Mündungen der Wolff'schen Gänge und der Ureteren auseinander? Offenbar in der durch Mihalkowicz angegebenen Weise, welche Born in seinem Referat noch näher erläutert, nämlich dadurch, dass das Wandstück zwischen den Einmündungsstellen beider Gänge unverhältnissmässig stark wächst. An ein actives Heraufwandern des Ureters oder an ein Heraufgezogenwerden desselben (Nagel) ist wohl kaum zu denken. Schon bei dem Embryo *H. s. Brn* 1 sind Ureter und Wolff'scher Gang eine Strecke weit von einander entfernt. Beim Embryo *Lo* ist, wie die Figg. 9, 11*a* u. *b*, Taf. IV und wie die Profilconstruction Fig. 17, Taf. V zeigen, ein sehr deutliches Trig. vesicae (Lieutaudi) vorhanden. Auch finden wir die Anlage der Harnblase jetzt gegen die Anlage der Harnröhre abgegrenzt. Die Grenze der Harnröhre gegen den Sinus urogenitalis ist dann durch die Einmündungsstelle der Wolff'schen Gänge gegeben. Diese Stelle zwischen den Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge ist bereits bei dem Embryo *Hg* etwas vorgewölbt, beim Embryo *Lo* ist dann ein sehr stark ausgebildeter Müller'scher Hügel vorhanden. Dieser Hügel bedeutet, wie das aus der Litteratur bekannt ist, beim Manne die Stelle des Colliculus seminalis, beim Weibe die Stelle des Hymen. Nagel,[1] welcher diese Stelle zunächst als den äusseren Muttermund auffasste und den Sinus urogenitalis als die Anlage der Vagina, hat diese Auffassung denn doch nicht aufrecht erhalten können und bald widerrufen. Es ist übrigens in der That die grosse Länge des Sinus urogenitalis in diesem Stadium äusserst überraschend und man begreift, wie man von den definitiven Verhältnissen ausgehend, zunächst

---

[1] Ueber die Entwickelung der Müller'schen Gänge beim Menschen. *Berliner Sitzungsberichte.* 1889. 1. — Ueber die Entwickelung des Uterus und der Vagina beim Menschen. *Ebenda.* 1890. 1.

daran denkt, den Sinus urogenitalis als Vagina zu deuten. Dass dieser Irrthum freilich noch über ein Menschenalter nach dem Erscheinen des berühmten Kussmaul'schen Buches: „Von dem Mangel, der Verkümmerung und der Verdoppelung der Gebärmutter" möglich war, muss doch Wunder nehmen. Kussmaul sagt in seinem 1859 erschienenen Buch S. 3 und 4, nachdem er die bekannte Darstellung von Rathke über Entstehung von Scheide und Uterus, auf die Nagel im Wesentlichen zurückgekommen war, wiedergegeben hat: „Es weisen vielmehr vergleichende Anatomie und Teratologie gleichermaassen auf die Entstehung von Gebärmutter und Scheide aus einer doppelten Anlage, aus zwei nebeneinander gelagerten, ursprünglich unverbundenen Canälen hin."

Hingewiesen muss dann noch darauf werden, dass die Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge in den Sinus urogenitalis sich nicht nur relativ, sondern auch zeitweise absolut nähern, wie man das leicht sieht, wenn man die Textfiguren 14, 15 und 22; 32 und 33; 45; 51 und 52; 71 und 72; 85 und 85*a*; und 99 untereinander vergleicht.

Es hängt dies wohl mit dem Zusammenrücken der Wolff'schen Gänge, auch in weiter cranial gelegenen Regionen, mit der Bildung des Geschlechtsstranges zusammen.

Die verschiedenen Phasen im Herabsteigen der Müller'schen Gänge zeigen die Embryonen. *Ob.*; *H. s. Brn* 1, *FM*, *Zw* und *Lo*. Bei dem Embryo *Lo* haben die Müller'schen Gänge den Sinus urogenitalis erreicht. Die Müller'schen Gänge wölben (Textfiguren 99 u. 100; Taf. VII, Fig. 54) das verdünnte Epithel des Müller'schen Hügels vor. Die Müller'schen Gänge münden aber noch nicht in den Sinus urogenitalis ein, ja das Epithel des Sinus urogenitalis ist noch nicht mit dem Epithel der Müller'schen Gänge verschmolzen.

Schliesslich seien hier noch einige kurze Bemerkungen über die Müller'schen Gänge des Embryo *Lo* im Allgemeinen und über ihr Verhalten zu einander gemacht.

Was von den Müller'schen Gängen zum Uterus und was zur Vagina werden wird, ist bei unserem Embryo *Lo* noch nicht zu entscheiden. Dagegen sind die Anlage der Lig. uteri teret., der Hunter'schen Bänder, vorhanden und mit ihnen ist die Abgrenzung des Uterus gegen die Tubenanlage gegeben. Kussmaul sagt (a. a. O., S. 5) von den Hunter'schen Bändern: „Der Ort bis zu welchem aufwärts die Verschmelzung (der Müller'schen Gänge) zu geschehen pflegt, wird durch den Abgangspunkt der Hunter'schen Bänder, der späteren runden Mutterbänder, bestimmt. Diese Stelle bezeichnet zugleich unter allen Umständen bei Menschen und Thieren die Grenze, wo die Gebärmutterhörner enden, und in

die Eileiter übergehen. Auch in diesem Sinne darf somit das Hunter'sche Band ein Leitband genannt werden. Da sein Abgangspunkt jeder Zeit dem Endstück des Gebärmutterhornes derjenigen Seite, welcher es angehört, entspricht, so leitet es uns vortrefflich in allen jenen zweifelhaften Fällen, wo es sich um die Entscheidung handelt, was als Gebärmutterhorn und was als Eileiter anzusehen sei."

Wie der Verlauf der Anlagen der Lig. uteri teret. zeigt, befindet sich der Uterus des Embryo *Lo* noch in dem Zustande eines Uterus bicornis; wenn sich die Geschlechtsfalten und in ihnen die Müller'schen Gänge nicht weiter cranial vereinigt hätten, würde eine Hemmungsmissbildung entstanden sein, wie sie Kussmaul in seinem berühmten Buche, z. B. in Fig. 23, abbildet. In dem Bereich, in dem die Müller'schen Gänge bereits nebeneinander liegen, sind sie an zwei Stellen schon miteinander verschmolzen (vgl. Taf. IV Figg. 9—11*a* und 11*b* und die Textfiguren 91—100). An ihren caudalen Enden, im Müller'schen Hügel, sind beide Gänge noch gesondert. Eine Strecke weit liegen die Müller'schen Gänge unsymmetrisch, der linke mehr nach hinten. Man hat solche Befunde mit der gewöhnlich schiefen Lage des ausgebildeten Uterus in Verbindung gebracht und dies Verhalten aus den Lagebeziehungen zur Rectumanlage ableiten wollen. Für die Lagerung kann in diesem Falle, wie aus den erwähnten Figuren ersichtlich, der Einfluss des Rectum nicht verantwortlich gemacht werden.[1] Die gleiche Bemerkung ist übrigens auch schon von anderer Seite gemacht worden.[2]

VII. Der Geschlechtshöcker.

Der Geschlechtshöcker ist von den untersuchten Embryonen zuerst bei dem Embryo *H. s. Bul* 1 kenntlich. Von einer paarigen Anlage desselben kann kaum die Rede sein und auch Nagel's[3] Angabe über eine solche scheint mir nicht beweisend. Freilich ist anzunehmen, dass das Gebiet, in welchem der Geschlechtshöcker zur Entwickelung kommt, ursprünglich von der Kloakenmembran durchsetzt, die Anlage also zunächst getheilt war. Zu der Zeit aber, zu der der Geschlechtshöcker wirklich in die Erscheinung tritt, habe ich, wie hervorgehoben, von einer paarigen Anlage nichts er-

[1] Vgl. Dohrn, Zur Kenntniss der Müller'schen Gänge und ihrer Verschmelzung. *Verhandlungen der Marburger Gesellschaft.* 1871.

[2] Friedrich van Ackeren, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der weiblichen Sexualorgane des Menschen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1889. Bd. XLVIII.

[3] Nagel, Ueber die Entwickelung der Urethra und des Dammes beim Menschen. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1892. Bd. XL. S. 267.

kennen können. Es ist ferner behauptet worden, dass als Vorläufer des Geschlechtshöckers der Cloakenhöcker aufzufassen sei, der sich erst nachträglich in den Geschlechtshöcker und die Geschlechtswülste gliedere. Ich sehe die Geschlechtswülste als selbständige Anlagen auftreten. Der Geschlechtshöcker erhält dann schon früh an seiner Spitze eine Anschwellung, die Glans., wie eine solche in den Abbildungen nach den Embryonen *H. s. Brn* 1, *Zw.* u. *Lo* in den Figg. 8, 9, 10, Taf. IV und in der Textfigur 85 zu erkennen ist. Die Theile des Geschlechtshöckers, welche nach Entfaltung der Geschlechtsplatte zu den Seiten des Geschlechtsspaltes liegen, sind die Geschlechtsfalten, aus denen beim Weibe die kleinen Labien sich entwickeln, während sie beim Manne in die Anlage des Penis übergehen. Ich beschränke mich hier zunächst auf diese kurzen Angaben, vielleicht komme ich später einmal zu einer genaueren Darstellung der hierher gehörigen Entwickelungsvorgänge. Für eine solche Darstellung ist die Berücksichtigung älterer Stadien, als ich sie untersucht habe, erwünscht, und ich bin auf diese Vorgänge hier überhaupt nur deswegen kurz eingegangen, weil sie dem Leser in den Abbildungen dieser Arbeit entgegentreten.

VIII. Die Missbildungen im Bereich der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Mastdarmes.

Es ist nicht meine Absicht, an dieser Stelle ausführlich auf die Missbildungen der ableitenden Wege des Urogenitalapparates und des Mastdarmes einzugehen, doch erscheint mir ein Hinweis darauf angebracht, wie das richtige Verständniss dieser Missbildungen vielfach nur durch die normale Entwickelungsgeschichte gegeben werden kann. Ich kann mich, was die Missbildungen von Harnröhre und Harnblase anlangt, umsomehr auf diesen Hinweis beschränken, als dieses Gebiet neuerdings von P. Reichel eine sorgfältige Bearbeitung und zwar durchaus in meinem Sinne erfahren hat.

Ich hatte in einer früheren Arbeit[1] gesagt: „Es scheint, dass beim Menschen und Meerschweinchen die Aftermembran auch auf den Theil der Cloake übergreift, der in die Harnblase einbezogen wird. Diese Aftermembran aber, welche von ganz frühen Entwickelungsperioden an nur aus Ektoderm und Entoderm besteht, gehört nach den Untersuchungen von Kölliker, Strahl, Bonnet und mir dem hintersten Ende des Primitivstreifens an. Ja es lässt sich der Primitivstreifen sogar, wie Strahl für das Kaninchen und ich für das Meerschweinchen gezeigt haben, noch über

[1] A. a. O. *Anatomischer Anzeiger*. 1891. S. 192.

die Aftermembran hinaus verfolgen. Wir haben demnach in der Bauchblasenspalte eine präformirte Bildung vor uns, welche wir wohl einem Theil der älteren Oeffnung des Darmcanales, dem Blastoporus, gleichsetzen dürfen. Bleibt das Wachsthum der seitlichen Bauch- und Beckenwände zurück, so kommt es, wie sonst im After und an der Oeffnung des Sinus urogenitalis zu einer Dehiscenz in der ganzen Linie, zur Bauchblasenspalte, welche wir demgemäss als eine Hemmungsbildung aufzufassen haben, und deren Combination mit Hemmungsbildungen in naheliegenden Theilen uns jetzt um so natürlicher erscheinen wird.“ Hieran anknüpfend sagt Reichel[1] in seiner Arbeit geradezu: „Wenn ich auch glaube, dass durch die Keibelsche Theorie im Princip die Genese der Spaltbildungen des unteren Leibesendes erklärt wird, und ich nur in Einzelheiten von derselben abweiche, so scheint mir doch eine etwas detaillirtere Betrachtung wünschenswert.“ Es ist daher nicht zu verwundern, wenn Reichel und ich im wesentlichen mit den Auffassungen über die Entwickelungshemmungen durchaus übereinstimmen, und wenn ich an dieser Stelle auf Reichel's Arbeit verweise. Mit Born möchte ich aber bemerken, dass man, so wie ich die Sache jetzt beurteile, die Bauchblasenspalte wohl nicht auf Primitivstreifenreste hinter der Cloakenmembran zurückzuführen braucht, sondern dass man sie, wie die an den betreffenden Stellen dieser Arbeit gegebenen Maasse beweisen, auf die Cloakenmembran selbst zurückführen kann. Irgend von principieller Bedeutung ist aber diese abweichende Auffassung nicht, da ja, wie vielfach betont wurde, die Cloakenmembran durch Umbildung des hinteren Primitivstreifenendes entsteht. Auch Vialleton hat sich wie Reichel in der Auffassung der exstrophia vesicae im Wesentlichen durchaus auf meine Seite gestellt. Vialleton[2] beginnt seine Arbeit mit folgenden Sätzen:

„Préoccupé depuis quelque temps de comprendre le mode de formation de l'exstrophie de la vessie, j'étais arrivé à me former une idée assez nette du développement de cette anomalie, lorsqu'en recherchant la biographie récente de cette question, je trouvais le travail de Keibel, paru l'année dernière dans l'Anatomischer Anzeiger. Au premier abord je fus tenté d'abandonner immédiatement tout ce que j'avais déjà réuni de notes sur cette question, car l'idée maîtresse de l'explication à laquelle j'étais arrivé se trouve entièrement dans Keibel. Après réflexion, j'ai pensé que la publication de mes recherches sur ce point difficile ne serait ni superflue

---

[1] P. Reichel, Die Entstehung der Missbildungen der Harnblase und Harnröhre. *Archiv für klinische Chirurgie*. 1893. Bd. XLVI.

[2] L. Vialleton, Essai embryologique sur le mode de formation de l'exstrophie de la vessie. *Arch. provinciales de chirurgie*. Paris 1892.

ni inutile, car la question a été traitée d'une manière trop brève par Keibel, qui ne fait guère qu'indiquer la solution, sans entrer dans aucun détail, et sans chercher à discuter les différentes manières de voir émises avant lui. Cependant, — comme dans un cas pareil on n'assiste pas à la genèse de la monstruosité, mais qu'on la trouve toute faite, et que, par conséquent, on n'a pas simplement à décrire un développement, mais bien à l'interpréter, — il me semble que la discussion peut seule conduire à adopter une opinion ferme, en éliminant ce qui ne peut plus être admis aujourd'hui.

Enfin tout en suivant comme fil conducteur l'idée principale donnée pour la première fois par Keibel, il est bon, je crois, d'y ajouter quelques correctifs, qui trouveront place dans ce travail."

Gegen Ende seiner Arbeit sagt dann Vialleton (Seite 25):

„En montrant qu'une partie de la vessie dérive du cloaque interne, et que dans toute l'étendue de cette partie de la vessie la paroi antérieure de celle-ci et la paroi ventroi sont communes, cet auteur a permis de comprendre l'exstrophie vésicale. Dans l'explication de cette malformation la part qui revient à Keibel est donc très grande. De mon côté, j'ai essayé de compléter le travail de cet auteur et je crois y être arrivé particulièrement en ce qui concerne les points suivants: 1° j'ai montré que la perte de substance de la paroi vésico-abdominale qui caractérise l'exstrophie vésicale n'est pas due à la persistance du blastopore (Keibel), mais qu'elle résulte de la désintégration du bouchon cloacal qui se produit alors comme à l'état normal; 2° j'ai expliqué très aisément, par l'écartement des vaisseaux ombilicaux, la prétendue absence d'ombilic; 3° en m'appuyant sur les recherches de Retterer, j'ai montré comment l'épispadias se lie à l'exstrophie vésicale."

An diese Worte anknüpfend, möchte ich kurz bemerken, dass, da ich auch heute noch wie früher, den Primitivstreifen mit einem Theil des Blastoporus vergleiche, und da die Cloakenmembran (bouchon cloacal) als ein umgewandelter Theil des Primitivstreifens zu betrachten ist, ich natürlich die Beziehung der Bauchblasenspalte zum Blastoporus auch heute noch durchaus aufrecht erhalten kann. Wenn man von diesem rein theoretischen und für die Erklärung der Missbildung sekundären Gesichtspunkt absieht, kann ich keinen Unterschied zwischen Vialleton's und meiner Auffassung erkennen. Ferner glaube ich, behaupten zu dürfen, dass auch die theoretische Auffassung der Epispadie als Hemmungsmissbildung bereits durch mich gegeben war. Was im einzelnen die Gestalt der Cloakenmembran (bouchon cloacal) anlangt, so giebt ihr Vialleton unzweifelhaft eine zu grosse transversale Ausdehnung. Auf die Entwickelung des Nabels habe ich meine Untersuchungen nicht ausgedehnt.

Was die Missbildungen im Gebiet des Mastdarmes anlangt, so will ich in diesem Abschnitt nur auf eine Arbeit von Rudolf Frank eingehen, die über die angeborene Verschliessung des Mastdarmes und die begleitenden inneren und äusseren angeborenen „Fistelbildungen" handelt. Ich greife diese Abhandlung aus der grossen Litteratur heraus, weil es sich hier um eine neuere, zusammenfassende Arbeit handelt, die den Anspruch macht, die in den Bereich ihrer Darstellung fallenden Missbildungen von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus, und zwar wesentlich mit Hülfe der Entwickelungsgeschichte zu erklären. Ich hebe die Arbeit Franks auch deswegen hervor, weil sie durch die Sicherheit, mit welcher sie auftritt, vielleicht bei denen, welche mit den hier in Betracht kommenden entwickelungsgeschichtlichen Vorgängen weniger vertraut sind, Eindruck machen könnte. Es muss betont werden, dass die entwickelungsgeschichtliche Grundlage, auf welche die Arbeit stolz aufgebaut ist, sich bei näherem Zusehen als durchaus hinfällig erweist. Ich gebe dafür einige Belege.

Wir lesen S. 17: „Dem Blindsacke des Afterdarmes, welcher die Allantois, die Wolff'schen und Müller'schen Gänge in sich aufnimmt, wächst in der vierten Woche des embryonalen Lebens vom Steissende her eine Einstülpung des Ektodermes entgegen, welche in der fünften Woche mit dem Enddarm durch Perforation der Aftermembran in Communication tritt und nun die nach aussen offene Cloakenöffnung darstellt."

„Wenn die Bildung der Endeinstülpung des Ektoderms oder die Communication der Endeinstülpung mit dem Afterdarm ausbleibt, dann kommt es, der frühen Epoche, in der die Anomalie entsteht, entsprechend, zu einer eingreifenden und umfänglichen Missbildung, welche sich insbesondere auch auf den Urogenitalapparat erstreckt; es kommt dann gar nicht zur Bildung einer nach aussen offenen Kloake, es bleibt nicht nur der Mastdarm, sondern auch der Urogenitalapparat verschlossen, Mastdarm, Blase und Genitalien finden nach unten keinen Ausweg, es persistirt dann die primitive Allantoiscloake mit oder ohne Bauchblasenspalte." Für Frank's theoretische Auffassungen ist es sehr wichtig, wo am normal entwickelten Körper die Grenzen der aus Ektoderm — und der aus Entoderm hervorgegangenen Gebilde zu suchen sind. Diese Grenze soll z. B. der Hymen genau geben, „dessen äusseres Blatt dem Ektoderm, dessen inneres Blatt dem Entoderm angehört." Auch an der Urethra des Weibes soll das Endstück dem Ektoderm angehören. Wir hören ferner: „Es ist anzunehmen, dass sich das Septum vesico-vaginale in ganz ähnlicher Weise wie das Septum recto-vaginale (vesicale) bildet, zum Theile aus einem entodermalen, zum Theile aus einem ektodermalen Septumantheile, welche aufeinander treffen und miteinander verwachsen." Ich brauche nach all dem in den vorigen Abschnitten ausgeführten dem Leser wohl kaum eine Kritik

dieser Angaben Frank's zu geben. Die entwickelungsgeschichtlichen Grundlagen der Arbeit Frank's sind eben durchaus ungenügende. Trotzdem aber in dieser Beziehung und in vielen Einzelheiten die Arbeit von Frank durchaus als verfehlt bezeichnet werden muss, stimme ich dem Verfasser gerne in dem Gedanken zu, dass die angeborene Verschliessung des Mastdarmes nicht als eine durch Entwicklungshemmung hervorgegangene Missbildung aufzufassen ist, sondern dass zu ihrer Erklärung nachträgliche Verwachsungen herangezogen werden müssen. Ebenso stimme ich natürlich mit ihm überein, dass die abnormen Ausmündungen des Mastdarmes vielfach Hemmungsmissbildungen sind, kann aber nach dem eben Ausgeführten der Deutung im Einzelnen durchaus nicht folgen und empfinde es besonders als eine etwas harte Zumutung, dass beim Weibe Fisteln, die das Rectum mit dem Uterus und der Vagina verbinden, als Hemmungsmissbildungen, als Cloakenreste, aufgefasst werden sollen, zumal da dem Verfasser, wenn wir von allem anderen absehen wollen, Kussmaul's 1859 erschienenes Werk „Von dem Mangel, der Verkümmerung und Verdoppelung der Gebärmutter" doch kaum unbekannt sein dürfte.

Ganz allgemein sei dann noch hervorgehoben, dass selbstverständlich die Entwickelungsgeschichte nicht alle Missbildungen erklärt. Aeussere Schädlichkeiten, z. B. die so vielfach beschriebenen amniotischen Bänder, denen Goldmann[1] auch gerade für unser Gebiet eine gewisse Bedeutung zuschreibt, werden gewiss für das Entstehen von Missbildungen bedeutungsvoll werden können.

Wenn freilich die Missbildungen in einer Form auftreten, die einem regelmässig zu durchlaufenden Embryonalstadium entspricht, möchte ich kaum Bedenken tragen, eine solche Missbildung als durch Entwickelungshemmung entstanden, aufzufassen. Dabei bleibt aber die Frage immer noch eine offene, wodurch in jedem einzelnen Falle diese Entwickelungshemmung bedingt wurde. Die Ursachen derselben können innere, d. h. in der Keimanlage causal bedingte sein, oder man wird auch hier wieder unter Umständen äussere Einwirkungen dafür verantwortlich machen können, dass die Entwickelung gehemmt wurde. Schliesslich ist es ja auch möglich, dass, wie Goldmann hervorgehoben hat, eine Missbildung durch äussere Einwirkung sich mit einer Entwickelungshemmung combinirt. An dieser Möglichkeit hat jedenfalls auch Reichel[2] kaum je gezweifelt, und ebenso bin ich mir derselben stets bewusst gewesen. Soweit ich es be-

---

[1] Goldmann, Beitrag zur Lehre von der Hypospadie. *Beiträge zur klinischen Chirurgie.* Bd. XII. S. 3.

[2] In einer neueren Arbeit (Zur Aetiologie der Spaltbildungen der Harnwege. *Ebenda.* Bd. XIV. S. 1) spricht Reichel das übrigens direct aus.

urtheilen kann, stimmen also in principieller Hinsicht Reichel, Goldmann und ich durchaus überein. Trotz einer solchen Uebereinstimmung ist es freilich nicht ausgeschlossen, dass man über die Auffassung des einzelnen Falles uneinig oder zweifelhaft sein kann.

IX. Vergleichend anatomische Betrachtungen.

Meiner Meinung nach ist eine grössere entwickelungsgeschichtliche Untersuchung stets unvollständig, so lange sie nicht auch die in ihr Gebiet fallenden vergleichend anatomischen Thatsachen zu berücksichtigen und zu verwerthen sucht. Baers berühmter Satz: „Die Entwickelungsgeschichte ist der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper", hebt zu einseitig den Werth der Entwickelungsgeschichte hervor, doch darf man auch auf der anderen Seite die Entwickelungsgeschichte nicht der vergleichenden Anatomie gegenüber unterschätzen. Wenn man, wie das von mancher Seite geschieht, immer nur das an der Entwickelungsgeschichte als wichtig und werthvoll anerkennt, was einem gerade in die, zuweilen doch auch noch recht luftigen, vergleichend anatomischen Gebäude passt, den Rest als gänzlich unwesentlich verwirft, dann kann man füglich die Entwickelungsgeschichte ebensogut ganz bei Seite lassen. — Ich habe in der Einleitung dieser Arbeit hervorgehoben, dass ich hier nur ein Bruchstück einer grösseren Untersuchungsreihe veröffentliche, und erst nach Abschluss der gesammten Untersuchung werde ich an eine abgerundete Darstellung des ganzen Gebietes in vergleichend anatomischer und entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht denken können. Immerhin möchte ich auch hier schon hervorheben, dass die Thatsachen, welche uns die entwickelungsgeschichtliche Forschung lehrt, in gutem Einklang stehen mit den Thatsachen der vergleichenden Anatomie. In frühen ontogenetischen Stadien steht der Ausführungsgang des Nierensystems (der dann noch allein entwickelten Urniere) mit seinem caudalen Ende mit dem Ektoderm in Verbindung.

Wenn man diese Verbindung, wie dies vielfach geschieht, als die ontogenetische Andeutung eines phylogenetischen Zustandes auffasst, in dem die Ausführungsgänge des Excretionssystems im Gebiet des Ektoderms ausmündeten, so würde man in diesem Stadium des Säugers ein Stadium sehen können, das noch an die Verhältnisse der meisten Fische erinnert, wo die Ausführungsgänge der Urnieren selbständig vom Darm hinter dem After ausmünden. Da die Wolff'schen Gänge, bevor sie das Gebiet der Aftermembran erreichen, nothgedrungen um das Gebiet des Schwanzendes herumwachsen müssen, können wir sogar ein Stadium vorweisen, wo, wie

bei den Fischen, die Lage ihrer Ausmündungsstelle caudal von der Afteranlage zu finden ist. Auf diese Verhältnisse habe ich bereits in einer anderen Arbeit[1] ausführlicher hingewiesen. Wenn später die Urnierengänge bei Säugern ihre Ausmündungsstelle in der Cloake haben, so kann man dieses Stadium mit dem bleibenden Verhalten bei Amphibien vergleichen. In beiden Fällen münden der Darm und die Urnierengänge in eine Cloake, und eine weitere Uebereinstimmung besteht darin, dass von der ventralen Seite dieser Cloake in beiden Fällen eine Ausstülpung ausgeht, bei den Amphibien die Harnblase, bei den Säugerembryonen die Allantois, bezw. der Allantoisgang. Bei den Reptilien liegen die Dinge wohl noch ähnlich wie bei den Amphibien, doch wären genauere entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen in dieser Hinsicht erwünscht. Mit den bleibenden Verhältnissen der Monotremen kann man die Stadien des menschlichen Embryo vergleichen, bei denen die Cloake nahezu aufgetheilt ist; auch ist hervorzuheben, dass bei den Monotremen die Ureteren nicht in die Harnblase, sondern auf gleicher Höhe etwa mit den Geschlechtscanälen in den Sinus urogenitalis münden. Auch ein solches Stadium finden wir ja beim menschlichen Embryo.

In dem letzten Stadium, das dieser Untersuchung zu Grunde liegt (Embryo *Lo*), fällt der ausserordentlich lange Sinus urogenitalis auf, der noch durchaus an Verhältnisse bei Monotremen und Beutlern erinnert. Ein grosser Unterschied freilich besteht den Beutlern gegenüber. Das Verhalten der Ureteren und der Geschlechtsgänge ist ein ganz verschiedenes. Bei den Beutlern liegen die Wolff'schen und die Geschlechtsgänge lateral von den Ureteren, die Ureteren müssen zwischen ihnen hindurch, um zur Harnblase zu gelangen, wie das die beistehende Abbildung des weiblichen Urogenitalapparates von Didelphys (nach Brass) zeigt (Textfigur 101); bei den höheren Säugern und auch schon beim Embryo *Lo* liegen die Ureteren lateral, die Wolff'schen und Müller'schen Gänge medial. Die Verhältnisse der höheren Säuger und des Menschen von Zuständen abzuleiten, wie wir sie bei den Beutlern finden, ist unmöglich. Nun denken heutzutage auch wohl nur Wenige daran, die Beutler als eine directe Vorfahrenform der Säuger anzusehen. Beide Thierklassen müssen vielmehr von einer weiter zurückliegenden gemeinsamen Stammform abgeleitet werden. Ich sehe es als ein werthvolles Ergebniss meiner Untersuchungen an, dass ich in der Ontogenie des Menschen ein Stadium gefunden habe, aus dem sich sowohl die Anordnung der betreffenden Organe bei Beutlern, als auch bei den anderen Säugern ableiten lässt. Ich konnte nachweisen, wie ich das schon auf dem

[1] Die Entwickelungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. *Dies Archiv.* Anat. Abthlg. 1888.

Anatomencongress zu Basel 1895 berichtet habe, dass die erste Anlage des Ureters dorsal, ja dorsomedial, aus dem Urnierengang hervorsprosst und der Ureter erst secundaer seine laterale Lage gegenüber dem Wolff'schen Gang gewinnt. Das Verhalten bei Beutlern und höheren Säugern lässt sich jetzt aus einem indifferenten Stadium ableiten. Bei Beutlern bleibt das primitive Verhalten so lange bestehen, bis das untere Ende des Wolff'schen Ganges in die Blase aufgenommen ist. Der Ureter liegt nun medial vom Wolff'schen Gange; bei den höheren Säugern dagegen gewinnt der Ureter, bevor das untere Ende des Wolff'schen Ganges in die Blase aufgenommen wird, die laterale Seite des Ganges; so liegt dann der Ureter später lateral von den Wolff'schen Gängen und ebenso lateral von den Müller'-schen Gängen, die sich ja in ihrer Entwickelung so eng an die Wolff'schen Gänge anschliessen, dass man diese ganz treffend als ihre Leitgebilde bezeichnet hat. — Auch für die Vergleichung der Harnblasenbildungen bei Wirbelthieren und der Allantois ergeben sich einige interessante Folgerungen, wenn ich die Ergebnisse meiner entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen mit dem vergleiche, was uns die vergleichende Anatomie lehrt. Die Organe, welche wir bei Fischen als Harnblasen bezeichnen, stellen sich als einfache Erweiterungen der Wolff'schen Gänge dar. Bei den Amphibien entsteht die Harnblase, wie die Field'schen Untersuchungen[1] zeigen, aus einer unpaaren Ausstülpung der ventralen Cloakenwand. Bei den Säugern entsteht die Allantois in der gleichen Weise, wie die Harnblase der Amphibien; die ganze oder doch der grösste Theil der Harnblase, die Harnröhre und der Sinus urogenitalis entstehen aber durch Abspaltung von der Cloake, die durch eine frontale Scheide-

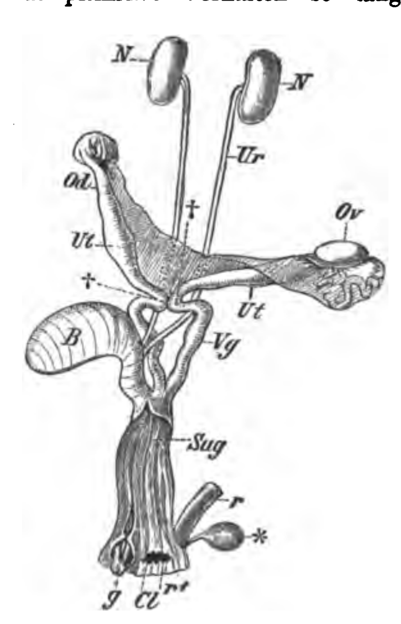


Fig. 101.
Weiblicher Urogenitalapparat von einer jungen Didelphys dorsigera, nach A. Brass, aus Wiedersheim's *Grundriss der vergl. Anatomie der Wirbelthiere*. 1893. 3. Aufl. S. 582.
N = Nieren; *Ur* = Ureteren; *Od* = Oviduct; *Ut* = Uterus; *Vg* = Vagina; *B* = Harnblase; *Sug* = Sinus urogenitalis; *r* = Rectum, welches bei *r*¹ in in die Cloake *Cl* einmündet; *g* = Geschlechtsglied; * = Rectaldrüse.

[1] Herbert Haviland Field, Zur Morphologie der Harnblase bei den Amphibien. Schwalbe's *Morphologische Arbeiten*. 1893. Bd. IV. Hft. 1.

wand in einen ventralen und in einen dorsalen Abschnitt aufgetheilt wird. Vergrössert wird bei Säugern die Harnblase noch dadurch, dass die Endstücke der Wolff'schen Gänge in ähnlicher Weise in die Anlage der Harnblase einbezogen werden, wie der unpaare Stamm der Lungenvene in den linken Vorhof des Herzens.[1] Homolog ist also die Harnblase der Amphibien der Allantois der Säuger; die Harnblase der Säuger ist jedenfalls zum grossen Theil, die Harnröhre und der Sinus urogenitalis durchaus etwas neu Erworbenes, wenn es auch dem gleichen Mutterboden, der ventralen Cloakenwand, entstammt. Ja es ist besonders interessant, dass bei den Säugern das physiologische Bedürfniss mit auf Hülfsquellen zurückgegriffen hat, die schon bei den Fischen früher in gleichem Sinne verwerthet worden sind, auf die Wolff'schen Gänge. Dass ich in diesem Falle nicht an Homologien denke, brauche ich wohl kaum zu betonen. Wie steht es nun hier mit Reptilien und Vögeln? Bei vielen Reptilien und bei allen Vögeln fehlt die Harnblase, in diesen Fällen ist die Allantois als vollkommenes Homologon der Amphibien-Harnblase aufzufassen. In den Fällen, wo bei Reptilien, wie z. B. bei den Schildkröten, eine Harnblase vorhanden ist, halte ich Allantois + dieser Harnblase für homolog der Harnblase der Amphibien. Nebenbei sei erwähnt, dass es durchaus zweifelhaft ist, ob physiologisch die Harnblase bei Reptilien als Harnreservoir aufzufassen ist, da der Harn als breiige Masse in der Cloake entleert wird und sich dort ansammelt.[2]

Zum Schluss sei noch auf die schöne Arbeit von Boas[3] „Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbelthiere“ hingewiesen. Im Wesentlichen stimme ich mit Boas durchaus überein. Hervorgehoben werden muss jedoch, dass Boas die jüngeren ontogenetischen Stadien, in denen auch bei Säugern eine ausgedehnte Cloake vorhanden ist, nicht berücksichtigt, und dass er den Sinus urogenitalis als Ausstülpung der ventralen Cloakenwand auffasst. Ersteres ist nothwendig, wenn man, wie ich es hier versucht habe, weitergehende Vergleichung durchführen will. Letzteres muss man aus Rücksicht auf die unzweifelhaften Thatsachen, die uns die Entwickelungsgeschichte lehrt, corrigiren. Man kann beides thun, ohne dass es nöthig wird, an dem von Boas gegebenen Fundament zu rütteln.

---

[1] Vgl. Born, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Säugethierherzens *Archiv für mikroskopische Anatomie*. Bd. XXXIII. 1889 und Derselbe, Die Entwickelung der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Dammes bei den Säugethieren. *Ergebnisse* von Merkel und Bonnet. 1893.

[2] Vgl. Carl Vogt u. Yung, *Lehrbuch der prakt. vergl. Anatomie*. Bd. II. S. 695.

[3] J. E. V. Boas, Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbelthiere. *Morphologische Jahrbücher*. 1891. Bd. XVII.

Litteraturverzeichniss.

Ackeren, Friedrich van, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der weiblichen Sexualorgane des Menschen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1889. Bd. XLVIII.

Bischoff, Th. L. W., *Entwickelungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen.* Leipzig 1842.

Boas, J. E. V., Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbelthiere. *Morphologisches Jahrbuch.* 1891. Bd. XVII.

Bonnet, Ueber die Entwickelung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern u. s. w. *Anatomischer Anzeiger.* 1888.

Derselbe, 1. Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer gewonnen am Schafei. 2. Vom Auftreten der ersten Ursegmente bis zur Bildung der Extremitätenstummeln. *Dies Archiv.* Anat. Abthlg. 1888.

Derselbe, *Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugethiere.* Berlin 1891.

Born, G., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Säugethierherzens. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1889. Bd. XXXIII.

Derselbe, Die Entwickelung der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Dammes bei den Säugethieren. Merkel und Bonnet's *Ergebnisse.* 1894. Bd. III.

Broman, Ivar, Beschreibung eines menschlichen Embryos von beinahe 3 ^{mm} Länge mit specieller Bemerkung über die bei demselben befindlichen Hirnfalten. Schwalbe's *Morphologische Arbeiten.* Bd. V. S. 169.

Carius, Ueber die Ausbildung des hinteren Körperendes bei Cavia. *Marburger Sitzungsberichte.* März 1888.

Field, Herbert Haviland, Zur Morphologie der Harnblase bei den Amphibien. Schwalbe's *Morphologische Arbeiten.* 1893. Bd. IV.

Fol, Hermann, Description d'un embryon humain de cinq millimètres et six dixièmes. *Rec. zool. suisse I.* 1884. S. 357.

Frank, Rudolf, *Ueber die angeborene Verschliessung des Mastdarmes und die begleitenden inneren und äusseren angeborenen Fistelbildungen.* Wien 1892.

Goldmann, Edwin E., Beitrag zu der Lehre von der Hypospadie. *Beiträge zur klinischen Chirurgie.* 1894. Bd. XII. Hft. 3.

Hertwig, O., *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere.* Jena 1896. 5. Aufl.

His, Wilhelm, *Anatomie menschlicher Embryonen.* 1880—1885.

Derselbe, Besprechung eines jüngeren menschlichen Embryos. *Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte zu Wien.* 1894. Sitzungsber. der medic. Abth. S. 364.

Keibel, F., Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. *Anatomischer Anzeiger.* 1891. Jahrg. VI. Nr. 23/24.

Derselbe, Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. *Dies Archiv.* Anat. Abthlg. 1891. S. 352.

Derselbe, Ueber die Harnblase und die Allantois des Meerschweinchens nebst einer Bemerkung über die Entstehung des Nierenganges (Ureters) bei Säugern. *Anat. Anzeiger.* 1893. Jahrg. VIII. Nr. 17.

Kölliker, A. v., Ueber die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. *Würzburger Sitzungsberichte.* December 1882.

Derselbe, Einige Beobachtungen über die Organe junger menschlicher Embryonen. *Sitzungsberichte der physik.-medic. Gesellschaft zu Würzburg.* Jahrg. 1883. S. 85.

Derselbe, *Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.* Leipzig 1884.

Kupffer, Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtssystems. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1865 und 1866. Bd. I und II.

Kussmaul, A., *Von dem Mangel, der Verkümmerung und Verdopplung der Gebärmutter, von der Nachempfängniss und der Ueberwanderung des Eies.* Würzburg 1859.

Lieberkühn, N., Querschnitte von der Anlage der Allantois und der Harnblase von Meerschweinchenembryonen. *Marburger Sitzungsberichte.* 1882.

Mihalcovics, Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. *Internationale Monatschrift für Anatomie und Histologie.* 1885. Bd. II.

Minot, Charles Sedgwick, *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen.* Deutsche Ausgabe mit Zusätzen des Verfassers von S. Kaestner. Leipzig 1894.

Nagel, W., Ueber die Entwickelung der Müller'schen Gänge beim Menschen. *Sitzungsberichte der Berliner Akademie.* 1889. Hft. 1.

Derselbe, Ueber die Entwickelung des Uterus und der Vagina beim Menschen. *Ebenda.* 1890. Hft. 1.

Derselbe, Ueber die Entwickelung der Harnblase beim Menschen und bei Säugethieren. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften zu Berlin.* 1892. I.

Derselbe, Ueber die Entwickelung der inneren und äusseren Genitalien beim menschlichen Weibe. *Archiv für Gynäkologie.* 1894. Bd. XLV.

Rathke, *Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Thiere.* Leipzig I. 1832, II. 1833.

Reichel, Paul, Die Entwickelung des Dammes und ihre Bedeutung für die Entstehung gewisser Missbildungen. *Zeitschrift für Geburtshülfe und Gynäkologie.* 1888. Bd. XIV.

Derselbe, Die Entwickelung der Harnblase und Harnröhre. *Verhandlungen der physik.-medic. Gesellschaft zu Würzburg.* 1893.

Reichel, P., Die Entstehung der Missbildungen der Harnblase und Harnröhre. *Archiv für klinische Chirurgie.* 1893. Bd. XLVI.

Derselbe, Zur Aetiologie der Spaltbildungen der Harnwege. *Beiträge zur klin. Chirurgie.* 1895. Bd. XIV. Hft. 1.

Retterer, Ed., Sur l'origine et de l'évolution de la région ano-génitale des mammifères. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.* 1890.

Derselbe, Mode de cloisonnement du cloaque chez le cobaye. *Bibliographie anatomique.* 1893. Année I.

Riede, Untersuchungen zur Entwickelung der bleibenden Niere. *Münchener Diss.* München 1887.

Strahl, Zur Bildung der Cloake des Kaninchenembryo. *Dies Archiv.* Anat. Abthlg. 1886.

Tourneux, Du tubercule génital et de l'anus. *Journal de l'anatomie et de la physiologie.* 1888.

Derselbe, Sur le mode de cloisonnement du cloaque et sur la formation de la cloison recto-urogénitale. *Bibliographie anatomique II.* 1894.

Valentin, G., *Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen mit vergleichender Rücksicht der Entwickelung der Säugethiere und Vögel.* Berlin 1845.

Vialleton, L., Essai embryologique sur le mode de formation de l'exstrophie de la vessie. *Archives provinciales de chirurgie.* 1892.

Vogt, Carl, und Yung, Emil, *Lehrbuch der praktischen vergl. Anatomie.* Braunschweig 1889—94. Bd. II.

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. III—VII.)

Abkürzungen, die auf den Tafeln und in den Textfiguren angewandt sind.

A. = Arterie.
A. umb. = Art. umbilical.
An.Aa.umb. = Anastomose d. Art. umbilical.
All. G. = Allantoisgang.
Aft. = After.
Aft. G. = Aftergrube.
Amn. = Amnion.
Ao. = Aorta.
Bl. G. = Blutgefäss.
B. St. = Bauchstiel.
C. = Coelom.
Ch. = Chorda dorsalis.
Cl. = Cloake.
Cl. M. = Cloakenmembran.
Cl. P. = Cloakenplatte.
Clt. = Clitoris.
D. = Darm.
D. B. = Darmbucht.
Dck. Sch. = Deckschicht des Ektoderms der Haut.
Ekt. = Ektoderm.
En. = Entoderm.
G. F. = Geschlechtsfalte.
G. H. = Geschlechtshöcker.
G. St. = Geschlechtsstrang.
G. W. = Geschlechtswulst.
H. = Harnblase.
H. B. = Harnblasenbucht.
H. R. = Harnröhre.
L. = Leber.
Lg. ut. rt. = Lig. uteri teres.
L. M. = Längsmusculatur d. Darms.
Md. = Medullarrohr bezw. Rückenmark.
Md. F. = Medullarfalte.
Mll. G. = Müller'scher Gang.
Ms. = Mesoderm.
Mt. = Mesenterium.
N. = Nierenanlage.
N. B. = Nierenbeckenanlage.
N. kn. = Nierenknospe.
Nv. = Nerv.
Ov. = Ovarium.
pa. W. = postanaler Wulst.
Pr. St. = Primitivstreifen.
R. M. = Ringmusculatur des Darms.
Schw. = Schwanz.
Schw. D. = Schwanzdarm.
Schw. F. = Schwanzfaden (embryonale Schwanzquaste).
Sin. ug. = Sinus urogenitalis.
Som. = Somit.
St. H. = Steisshöcker.
Sp. G. = Spinalganglion.
Sy. = Symphyse.
Sy. G. = sympathisches Ganglion.
Sph. ext. = M. sphincter ani externus.
Tr. L. = Trigonum Lieutaudi.
U. = Ureter.

U. E.	= untere Extremität.	*Y*	= mit *y* ist an einigen Schnitten die Stelle des Schwanzfadens (der embryonalen Schwanzquaste) bezeichnet.
Ug. P.	= Urogenitalplatte.		
Un.	= Urniere.		
V.	= Vene.		
V. c.	= Vena cava.	*Z*	= mit *z* ist bei einigen Schnitten ein kleines Höckerchen bezeichnet, dass ventral dicht vor der Schwanzspitze liegt.
V. umb.	= Vena umbilical.		
W.	= Wirbel.		
Wf. G.	= Wolff'scher Gang.		

Taf. III (Figg. 1—6).

Taf. III enthält nur Abbildungen von Modellen, und zwar sind die Figuren mit Ausnahme von Fig. 2, welche direct nach einem Plattenmodell entworfen wurde, nach Modellen angefertigt, welche von Hrn. F. Ziegler hier auf Grund meiner Plattenmodelle hergestellt worden waren. Bei den Figg. 1, 3*a*, 4, 6, die alle bei 50 facher Vergrösserung entworfen sind, ist das Caudalende der Embryonen immer von der linken Seite dargestellt, und zwar sind von links her die Epithelbekleidung der Cloake, der Harnblase, des Allantoisganges und des Darms, sowie die Epithelröhren der Wolff'schen Gänge, der Müller'schen Gänge, der Ureteren bezw. der Nierenknospe und des Nierenbeckens, ferner die Chorda dorsalis und das Medullarrohr freigelegt worden.

Fig. 1. Abbildung nach einem Modell des Embryo *EB.* der His'schen Sammlung (8 mm gr. Länge). Vergr. 50 fach. Nähere Beschreibung im Text S. 58 u. 62 ff. Profilconstruction dazu Taf. V, Fig. 12. Schnitte dazu auf Taf. VI, Figg. 18—46.

Fig. 2. Ventralansicht des Caudalendes vom Embryo *EB.* nach einem Plattenmodell, Vergr. 50 fach. Die vorgetriebene Cloakenmembran *Cl. M.* ist theilweise zwischen zwei seitlichen Wulsten gelegen.

Fig. 3*a*. Abbildung eines Modelles nach dem Embryo *H. s. J.* meiner Sammlung (4·2 mm gr. Länge). Vergr 50 fach. Nähere Beschreibung im Text S. 58 und S. 69 ff. Profilconstructionen dazu Taf. V, Figg. 13*a* und 13*b*. Schnitte Textfiguren 1—10, S. 72. Das Caudalende desselben Embryo von der rechten Seite Taf. IV, Fig. 3*b*.

Fig. 4. Abbildung eines Modelles nach dem Embryo *H. s. f.* meiner Sammlung (6·5 mm Nl,). Vergr. 50 fach. Nähere Beschreibung im Text S. 59 u. 73 ff. Profilconstruction Taf. V, Fig. 14; Schnitte Textfiguren 11—16. S. 74. Detailmodelle Taf. III, Figg. 5*a* und 5*b*.

Fig. 5*a*. Detailstück zu Fig. 4. Vergr. 120 fach. Die Cloake mit der Cloakenmembran von rechts her, nach oben Darm (*D*), Harnblasenanlage (*H*) und Allantoisgang (*All. G.*). Man sieht das untere Ende des Wolff'schen Ganges (*Wfg.*) mit der Nierenknospe und eine Falte zwischen Harnblasentheil und Darmtheil der Cloake. Der Schwanzdarm ist kurz abgeschnitten.

Fig. 5*b*. Dasselbe Modell, wie Fig. 5*a*, ein Fenster in die linke Wand der Cloake und die angrenzenden Theile des Darms und der Harnblasenanlage geschnitten. Man sieht cranial die Scheidewand zwischen dem Darm und der Harnblasenanlage vorspringen und an der lateralen Wand der Cloake, die in der Fortsetzung dieser Scheidewand gelegene Falte, welche die Cloake in einen Harnblasen- und einen Darmtheil scheidet.

Fig. 6. Abbildung eines Modelles nach dem Embryo *H. s. Bul. 1* meiner Sammlung (11·5 mm Nl.). Vergrösserung 50fach. Nähere Beschreibung im Text S. 60 u. 77ff. Profilconstruction dazu Taf. V, Fig. 15. Schnitte dazu Textfigur 28—41. S. 80. Der Contour des ganzen Caudalendes des Embryo ist durch eine Linie angegeben, welche, nur so weit sie mit Fig. 5*a* collidiren würde, unterbrochen ist.

Taf. IV (Figg. 3*b* und 7—11*b*).

Zu den 25mal vergrösserten Figg. 7 u. 9 vergleiche man die allgemeinen Bemerkungen im Beginn der vorigen Tafelerklärung.

Fig. 3*b*. Das Caudalende des Embryo *H. s. J.* von der rechten Seite vgl. Fig. 3*a*.

Fig. 7. Abbildung eines Modelles nach dem Embryo *Hg* der His'schen Sammlung (14 mm Nl.). Nähere Beschreibung im Text S. 60 u. 82ff. Dazu die Profilconstruction Taf. V, Fig. 16 und die Textfiguren 47—60. S. 84 u. 85.

Fig. 8. Die äusseren Genitalien und ihre Umgebung des Embryo *H. s. B. 1* meiner Sammlung, nach dem Embryo skizzirt. Vergr. 12½fach.

Fig. 9. Abbildung eines Modelles nach dem Embryo *Lo* der His'schen Sammlung. Nl. 25 mm. St. N. L. 29 mm. 25mal vergrössert. Nähere Beschreibung im Text S. 61 u. 97ff. Man vergl. dazu die Profilconstruction Taf. V, Fig. 17 und die Schnitte Textfiguren 90—100. S. 101 u. 103.

Fig. 10. Die äusseren Genitalien und ihre Umgebung beim Embryo *Lo* nach dem Modell mit Zuhülfenahme eines gleichweit entwickelten Embryo.

Fig. 11*a*. Detailstück zu Fig. 9. Der untere Theil der Blase, die Harnröhre und der obere Theil des Sinus urogenitalis von links und vorn. In die Wand des Sinus urogenitalis ist ein Fenster geschnitten, um den Müller'schen Hügel zur Anschauung zu bringen. 120mal vergrössert. Man vergl. im Text S. 100.

Fig. 11*b*. Das gleiche Detailstück zu Fig. 9 in der Ansicht von links und hinten. Man sieht den Geschlechtsstrang und seine Beziehungen zum Sinus urogenitalis. Man vergl. im Text S. 100.

Taf. V (Figg. 12—17).

Graphische Profilreconstructionen nach den Embryonen *EB*, *H. s. J.*, *H. s. f.*, *H. s. Bul. 1*, *Hg* und *Lo*. Die Farben sind auf der Tafel erklärt. Die Figurenbezeichnungen neben den Profilconstructionen beziehen sich bei Fig. 12 auf die Figg. der Taf. VI sonst auf Textfiguren und zeigen die Stellen an, an welche die diesen entsprechenden Schnitte hingehören. Figg. 12—15 50fach vergrössert; 16 und 17 25fach vergrössert.

Fig. 12. Profilconstruction nach dem Embryo *EB*. 50mal vergrössert.

Fig. 13*a* und *b*. Profilconstruction nach dem Embryo *H. s. J.* von rechts bezw. von links. (Man achte darauf, in wie verschiedener Höhe die Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge in die Cloake projicirt sind, trotzdem sie in gleicher Höhe liegen.) Vergr. 50fach.

Fig. 14. Profilconstruction nach dem Embryo *H. s. J.* 50mal vergrössert.

Fig. 15. Profilconstruction nach dem Embryo *H. s. Bul. 1.* 50mal vergrössert.

Fig. 16. Profilreconstruction nach dem Embryo *Hg.* 50mal vergrössert.

Fig. 17. Profilreconstruction nach dem Embryo *Lo.* 25mal vergrössert.

Taf. VI (Figg. 18—46).

Schnitte durch das Caudalende des Embryo *EB* der His'schen Sammlung (gr. L. 3 mm) genauere Beschreibung, vergl. im Text S. 58 u. 62 ff. 50 mal vergrössert.

Taf. VII (Figg. 47—55).

Fig. 47. Sagittalschnitt durch den Schwanz des Embryo *Ob* dorsal, das caudale Ende des Medullarrohrs dem Ektoderm dicht anliegend. An der ventralen Seite ein kleines Höckerchen *Z*, vergl. im Text S. 90 und die Textfiguren S. 88. 100 mal vergrössert.

Fig. 48. Schnitt durch das untere Ende des Darms und die Aftergegend des Embryo *FM*. der His'schen Sammlung, vergl. im Text S. 93 u. 94 und die Textfiguren S. 93. 100 mal vergrössert.

Fig. 49. Ein Theil des gleichen Schnittes stärker vergrössert. 150 mal vergr., vergl. Fig. 48.

Fig. 50. Der nächste Schnitt 150 mal vergrössert, vergl. Figg. 48 und 49.

Fig. 51. Schnitt durch das untere Ende des Darmes und die Aftergegend des Embryo *Zw* der His'schen Sammlung. Vergl. im Text S. 96 und die Textfigg. S. 95.

Fig. 52. Schnitt durch die Schwanzgegend desselben Embryo. Uebersichtsbild. $12^1/_2$ mal vergrössert.

Fig. 53. Ein Theil der vorigen Figur (die Schwanzspitze) bei starker Vergrösserung, an dem Schwanz der Schwanzfaden (embryonale Schwanzquaste). 100 mal vergrössert, vergl. S. 96.

Fig. 54. Ein Schnitt durch den Müller'schen Hügel des Embryo *Lo* der His'schen Sammlung. 120 mal vergrössert, vergl. im Text S. 104 u. 105 und Textfiguren S. 101 u. 103.

Fig. 55. Schnitt durch das untere Ende des Darmes und die Aftergegend von Embryo *Lo*. Vergl. im Text S. 104 u. 105. 100 mal vergrössert.

Die Bildung des Septum transversum beim Hühnerembryo.

(Studien über die Entwickelung des Zwerchfelles und der benachbarten Organe bei den Wirbelthieren. IV.)

Von

Dr. Edvard Ravn
in Kopenhagen.

(Hierzu Taf. VIII.)

Fast alle die Verfasser, welche sich mit der Entwickelung des Zwerchfells und speciell des Septum transversum beschäftigten — Cadiat (5), His (9, 10 und 11), Uskow (27), Lockwood (17, 18 und 19) —, haben, ebenso wie ich selber (23), ausschliesslich oder doch vorzugsweise Säugethier- (Kaninchen- und Menschen-) Embryonen für ihre Untersuchungen benutzt; das Hühnchen ist aber von diesen Verfassern sehr wenig berücksichtigt worden. Ich habe nun im verflossenen Jahre eine Reihe von Modellen des Septum transversum und der umgebenden Theile beim Hühnerembryo angefertigt, und werde die Ergebnisse meiner Untersuchungen in den folgenden Zeilen niederlegen; dieselben enthalten eigentlich nichts neues, sollen aber versuchen, in aller Kürze eine gesammelte Darstellung von der Entwickelung des Septum transversum beim Hühnchen zu geben. Die Modelle, im Ganzen zehn — welche indessen nicht alle hier abgebildet sind —, habe ich nach der bekannten Born'schen Methode hergestellt; doch habe ich meistens nicht Wachsplatten verwendet, sondern Cartonplatten; diese sind ja aber sehr dünn — die von mir benutzten waren nur 0·30 mm dick —, weshalb auch die Vergrösserung nicht sehr gross sein kann, selbst wenn man denselben Schnitt zweimal abzeichnet und ausschneidet. Die Modelle sind daher im Ganzen sehr klein, indem

sie nur in einer Vergrösserung, welche zwischen 30 und 50 schwankt, ausgeführt sind; sie sind aber doch gross genug, um die hier in Frage kommenden, gröberen topograhischen Verhältnisse deutlich zu zeigen.

Als primäres Zwerchfell oder Septum transversum[1] bezeichnet His (9) diejenige Substanzplatte, welche bei jungen Menschenembryonen die Dorsalwand des ventralen Theiles der Parietalhöhle bildet und sich in frontaler Richtung von einer Seite des Rumpfes zur anderen erstreckt, und an welcher von dorsal her die Darmwand, von ventral her der Herzvorhof haftet. Seitlich ist diese Platte, wie gesagt, an der seitlichen Leibeswand angeheftet, caudalwärts fliesst sie mit der ventralen Leibeswand zusammen; cranialwärts hat sie aber auf jeder Seite des Darmes einen freien Rand. Ventral vom Septum transversum befindet sich der unpaare, caudalwärts blind geschlossene Theil der Parietalhöhle, welcher die Herzschleife einschliesst und also zur Pericardialhöhle wird; dorsal von demselben, auf jeder Seite des Vorderdarmes und durch diesen von einander geschieden, die beiden ziemlich engen Canäle, welche His als „Brustfortsätze der Rumpfhöhle“ bezeichnet hat, und die wenigstens zum Theil zu den Pleurahöhlen werden; cranialwärts vom freien Cranialrande des Septum transversum fliessen diese mit dem ventralen Theile der Parietalhöhle zusammen. Solange dies der Fall ist, communiciren also Rumpf- und Parietalhöhle noch miteinander; später wird aber bei den Säugethieren, mit der Ausbildung des endlichen Zwerchfells, ein vollkommener Abschluss der Parietalhöhle gegen die Rumpfhöhle herbeigeführt. Ob dies auch beim Hühnchen der Fall ist, soll hier nicht untersucht werden, indem ausschliesslich die Entwickelung des Septum transversum den Gegenstand der nachfolgenden Zeilen bilden und die Entstehung des endlichen Zwerchfells nicht berücksichtigt werden soll.

Ich werde in meiner Darstellung folgende verschiedene Theile des Septum transversum auseinander halten: 1. die mittlere Masse des Septum transversum, 2. die beiden Mesocardia lateralia,[2] 3. das unpaare, in der Medianebene gelegene primäre Ventralligament der Leber, und 4. die beiden

---

[1] Während His mit den beiden Namen „Septum transversum“ und „primäres Zwerchfell“ dasselbe bezeichnet — er sagt ausdrücklich an mehreren Stellen (9 u. 10) „Septum transversum oder primäres Zwerchfell“ —, fasst Bonnet in seiner Entwickelungsgeschichte der Haussäugethiere (2) das primäre Zwerchfell als einen Theil des Septum transversum auf. Ich werde im Folgenden nur den Namen „Septum transversum“ benutzen und darunter dasselbe verstehen wie His.

[2] His sagt (9 u. 10), dass das primäre Zwerchfell dasselbe ist wie Kölliker's „Mesocardium laterale“ und Cadiat's „Cloison mésodermique“; mir scheint es aber correcter, das Mesocardium laterale nur als einen Theil des Septum transversum zu betrachten, wie es aus der nachfolgenden Schilderung hervorgehen wird.

seitlichen Schlussfalten des Septum transversum. Diese Theile verschmelzen allmählich miteinander und bilden eine einheitliche Masse, aus welcher nicht allein ein Theil des endlichen Zwerchfells, sondern auch fast die ganze Leber mit ihren Gefässen, sowie ein kleiner Theil des Herzens hervorgeht. Das Septum transversum kann erst als völlig fertiggebildet betrachtet werden, wenn es einen vollständigen caudalen Verschluss des ventralen Abschnittes der Parietalhöhle (der Pericardialhöhle) bildet, wenn es sich also so verhält, wie es His in seiner Anatomie menschlicher Embryonen (9) für die Embryonen *A* und *B* beschreibt; dies trifft aber beim Hühnchen erst zu einer Zeit ein, wo das Septum schon längst angefangen hat, sich in die einzelnen Organe oder Organtheile, welche aus ihm entstehen sollen, aufzulösen. Man kann also zu dieser Zeit kaum mehr von einem Septum transversum reden; da es aber schwer ist, zu bestimmen, bis zu welchem Entwickelungsstadium man den Begriff „Septum transversum“ festhalten soll, werde ich hier meine Untersuchungen bis zu dem Punkte durchführen, wo der ventrale Abschnitt der Parietalhöhle (die Pericardialhöhle) caudalwärts vollständig geschlossen ist, wo also die genannte Höhle nur noch dorsalwärts von den Mesocardia lateralia mit der Rumpfhöhle communicirt.

Die Richtungsbezeichnungen sind hier dieselben wie in meinem vorigen Aufsatze (24), nämlich vorn und hinten = cranial und caudal; dorsal und ventral; medial und lateral. Was man unter Sagittalschnitt versteht, ist von selber einleuchtend; als Frontalschnitt bezeichne ich aber auch beim Hühnchen dasselbe, was man beim Menschen mit diesem Namen belegt, nämlich einen Schnitt, welcher parallel der ventralen Fläche der Brust und des Bauches geht; Querschnitt ist ein auf der cranio-caudalen Axe des Embryo senkrechter Schnitt. Die Altersangaben der Embryonen sind nur annähernd und sind nach dem Atlas von Duval (6) bestimmt.

Bei den allerjüngsten Hühnerembryonen findet sich keine Spur einer Scheidewand, welche das Coelom in mehreren Abtheilungen zerlegt, natürlich abgesehen von den Mesodermsträngen, welche noch an vielen Stellen die dorsale und ventrale Wand der Höhle miteinander verbinden; erst nach der 29. Stunde tritt eine wirkliche Scheidewandbildung auf. Bei einem 29-stündigen Embryo ist es indessen schon möglich, die Stelle zu bestimmen, wo diese erste Anlage einer Scheidewand, welche in Form einer Verwachsung zwischen dorsaler und ventraler Coelomwand auftritt, gelegen sein wird. Bei einem solchen Embryo, wovon ich in Fig. 1 eine in Contouren gehaltene Abbildung des vorderen (cranialen) Theiles, von der Ventralseite gesehen, und in den Figg. 2, 3 und 4 drei Querschnitte

gegeben habe, während Fig. 5 einen medianen Sagittalschnitt eines nur wenig älteren Embryo wiedergiebt, besteht die Parietalhöhle noch aus einem vorderen unpaaren Theile und zwei hinteren, paarigen Ausläufern, welche den unpaaren Theil mit den beiden, ebenfalls paarigen Rumpfhöhlen verbinden. Der vordere unpaare Theil der Parietalhöhle hat indessen in diesem Stadium schon eine ziemlich bedeutende Ausstreckung in craniocaudaler Richtung erreicht, während die beiden hinteren Ausläufer nur sehr kurz sind; ersterer reicht nämlich in Fig. 1 bis zum Niveau der Linie *x*, welche durch den cranialsten Punkt der vorderen Darmpforte geht, während die beiden paarigen Abschnitte der Höhle nur von dieser Linie bis zum Niveau der Linie *y* reichen; was caudalwärts von der letzteren Linie liegt, ist nämlich nicht mehr zur Parietalhöhle, sondern zur Rumpfhöhle gehörig. Sowohl der unpaare, als die beiden paarigen Theile der Parietalhöhle sind, wie auch die beiden Rumpfhöhlen, lateralwärts offen, d. h. setzen sich ununterbrochen in das extraembryonale Coelom fort; dies zeigen die Querschnitte Figg. 2 und 3, von welcher der erstere etwas cranialwärts von der Linie *x* in Fig. 1 fällt, also durch den unpaaren Theil der Parietalhöhle (*ph*) geht, während Fig. 3 ungefähr mitten zwischen *x* und y liegt, also die beiden paarigen Theile dieser Höhle (*ph* und *ph*) durchschneiden. Caudalwärts gehen die paarigen Abschnitte der Parietalhöhle ohne Unterbrechung in die beiderseitigen Rumpfhöhlen über.

Der vordere unpaare Theil der Höhle (Querschnitt Fig. 2 *ph*) ist dorsalwärts in der Mitte von der Ventralwand des Vorderdarmes (*d*), zu beiden Seiten von den ektodermbekleideten somatischen Platten der Parietalzone — His'schen dorsalen Parietalplatten (10) — begrenzt, ventralwärts von der entodermbekleideten splanchnischen Praecardialplatte (His 10), welche keine Gefässe trägt, und welche sich auf beiden Seiten lateralwärts in die gefässführende, ebenfalls entodermbekleidete splanchnische Mesodermplatte, welche die ventrale Begrenzung des extraembryonalen Coeloms (*eec*) bildet, fortsetzt. Diese ventrale, aus der Praecardialplatte und dem Entodermüberzuge derselben zusammengesetzte Wand der Parietalhöhle habe ich früher (24) „praecardiale Wand der Parietalhöhle“ genannt, werde sie aber hier lieber als „provisorische Praecardialwand“ bezeichnen (Figg. 1, 2, 3 und 5 *pw*). Die vordere (craniale) Wand der Parietalhöhle (Fig. 5 *cw*), welche am hinteren Rande des Proamnion (*p*) mit der provisorischen Praecardialwand (*pw*) zusammenstösst, wird von der ursprünglich dorsalen Wand des pericephalen Abschnittes des embryonalen Coeloms gebildet (vergl. 24); diese Wand besteht aus einer somatischen Mesodermplatte und einer dieselbe bekleidenden Ektodermplatte. Sie steht sehr schräg in der Richtung von hinten und ventral nach vorn und dorsal (Fig. 5), ferner ist sie in der Richtung von der einen zur anderen Seite stark nach vorn

concav, was aus der Fig. 1 hervorgeht, wo *z* die Verbindungslinie dieser Wand mit der provisorischen Praecardialwand der Parietalhöhle — oder den hinteren Rand des Proamnion — bezeichnet; dadurch entstehen in Querschnittserien die sonderbaren Bilder, welche ich in meiner Abhandlung über die mesodermfreie Stelle in der Keimscheibe des Hühnerembryo beschrieben habe (22, Figg. 4*a*, 4*b* und 4*c*). Hinten hat der unpaare Abschnitt der Parietalhöhle nur in der Mitte eine Wand (Fig. 5), zu beiden Seiten setzt er sich dagegen in die beiden Ausläufer der Höhle fort. Die erwähnte hintere Wand ist sattelförmig, indem sie von der einen Seite zur anderen nach vorn convex (Fig. 1), in dorso-ventraler Richtung dagegen nach vorn concav ist (Fig. 5). Sie bildet den Uebergang von der ventralen Wand des Vorderdarmes zur Ventralwand des unpaaren Abschnittes der Parietalhöhle und ist, wie diese beiden Wände, aus einer splanchnischen Mesodermplatte und einer dieselbe bekleidenden Entodermplatte zusammengesetzt. Wie ein Reiter auf seinem Sattel, so sitzt das Herz auf dieser caudalen Wand (auf dem „Boden") des unpaaren Parietalhöhlentheiles (Fig. 1), vorausgesetzt, dass man den Embryo in derselben Stellung betrachtet wie einen aufrecht stehenden Menschen: die vereinigte Strecke der beiden Venae omphalo-mesentericae entspricht dem Truncus des Reiters, und diese Strecke ist dorsalwärts breit mit der Dorsalwand der Höhle verbunden (Querschnitt Fig. 2); ventralwärts ist sie dagegen fast in ihrer ganzen Länge von der ventralen Wand der Höhle gelöst, so dass also hier nicht mehr ein ventrales Herzgekröse existirt. Die noch unvereinigten Theile der Venae omphalo-mesentericae entsprechen den Schenkeln des Reiters und liegen in den hinteren, paarigen Theilen der Parietalhöhle (Fig. 1 und Querschnitt Fig. 3).

Diese paarigen Theile oder hinteren Ausläufer der Parietalhöhle sind, wie gesagt, in diesem Stadium sehr kurz, reichen nämlich nur vom Niveau der Linie *x* in Fig. 1 bis zu dem der Linie *y*; die Stelle, wo das embryonale Coelom nicht mehr Parietalhöhle, sondern Rumpfhöhle ist, liegt nämlich dort, wo die gefässlose Region der ventralen Coelomwand — oder die provisorische Praecardialwand der Parietalhöhle (*pw*) — endet, oder wo die Vena omphalo-mesenterica aus dem lateral von dieser gefässlosen Gegend liegenden Gefässnetze hervorgeht (Fig. 1). Während der unpaare Abschnitt der Parietalhöhle sehr geräumig ist, besonders im dorsoventralen Durchmesser (Querschnitt Fig. 2), werden die paarigen Abschnitte allmählich, je weiter nach hinten, um so niedriger in dieser Richtung, indem die von der ventralen Höhlenwand gebildete, ventral- und medialwärts vorspringende Falte allmählich flacher wird (Fig. 4 verglichen mit Fig. 3); am hinteren Ende des paarigen Theiles der Parietalhöhle endlich — also im Niveau der Linie *y* in Fig. 1 — ist das embryonale Coelom

zu einer engen Spalte reducirt (Querschnitt Fig. 4), und diese Spalte ist besonders eng am Lateralrande der Parietalzone oder da, wo das embryonale Coelom in das extraembryonale übergeht, indem nämlich hier die dorsale Wand der Vena omphalo-mesenterica (*vom*) sich gegen die dorsale Coelomwand hervorwölbt; die beiden Wände des Coeloms liegen dann hier auf einer kurzen Strecke ganz dicht aufeinander, ohne doch in diesem Stadium miteinander verwachsen zu sein, denn man kann überall einen feinen Spalt zwischen ihnen nachweisen.

An dieser Stelle ist es nun, wo die erste Andeutung einer Scheidewand innerhalb des Coeloms auftritt; bei Embryonen, die nur wenig älter als der beschriebene sind, findet man nämlich den erwähnten Spalt zwischen der Dorsalwand der Vena omphalo-mesenterica und der dorsalen Coelomwand nicht mehr; die Coelomwände sind also in der genannten Region miteinander verwachsen, und diese Verwachsung bildet das Mesocardium laterale Kölliker's (16). Sobald dasselbe gebildet worden ist, findet man darin eine oder mehrere feine Anastomosen der Vena omphalo-mesenterica mit der soeben entstandenen Cardinalvene, die in der dorsalen Wand des Coeloms gelegen ist. Diese Anastomosen bilden die erste Anlage des Ductus Cuvieri.

Das Mesocardium laterale ist also eine Verwachsung der ventralen und dorsalen Coelomwand oder genauer eine Verwachsung der Dorsalwand der, in der ventralen Coelomwand liegenden Vena omphalo-mesenterica mit der dorsalen Coelomwand an derjenigen Stelle der genannten Vene, wo dieselbe aus dem lateralwärts gelegenen Venennetze hervortritt. Da sich nun später in dem medialen Rande dieses Netzes ein grosser Venenstamm herausbildet, welcher in dem Theile, der cranialwärts von der Ursprungsstelle der Vena omphalo-mesenterica liegt, Vena vitellina anterior heisst, während der caudale Theil des Venenstammes die caudale Fortsetzung der Vena omphalo-mesenterica bildet, kann man auch sagen, dass das Mesocardium laterale an derjenigen Stelle der Coelomwand liegt, wo die Vena vitellina anterior sich mit der Vena omphalo-mesenterica vereinigt; in dem Embryo der Fig. 1 wird sich also das Mesocardium laterale da bilden, wo die Linie *y* die Vena omphalo-mesenterica schneidet. Diese Lage behält das Mesocardium laterale nun aber nicht lange, doch ist sie indessen noch bei einem 41-stündigen Embryo die nämliche; dies zeigt die Fig. 6, welche ein Modell der Gefässe in der nächsten Umgebung der beiden Mesocardia lateralia wiedergiebt, von der Dorsalseite gesehen. Auf diesem Modelle sieht man, ungefähr an der Einmündungsstelle der Vena vitellina anterior (*vva*) in die Vena omphalo-mesenterica (*vom*) rechterseits zwei und linkerseits drei kleine, an der Wurzel abgeschnittene Gefässe von der Vena omphalo-mesenterica abgehen; dieselben sind die

im Mesocardium laterale gelegenen Anastomosen mit den Venae cardinales. Bei nur wenig älteren Embryonen findet man aber folgende Veränderungen, die aus den Modellen Figg. 7 und 8 ersichtlich sind, welche das nämliche Gefässbereich wie Fig. 6 darstellen, bezw. bei einem Embryo von 48 und bei einem von 52 Stunden, jedoch im Gegensatze zu Fig. 6 von der Ventralseite gesehen. Nicht allein haben sich die mehrfachen, kleinen Anastomosen der Vena omphalo-mesenterica mit der Vena cardinalis jederseits in einen einzigen grösseren Venenstamm, den Ductus Cuvieri (*dC*) vereinigt, sondern die Einmündungsstelle dieses letzteren hat auch ihren Platz im Verhältnisse zu derjenigen der Vena vitellina anterior verändert; die Einmündungsstellen dieser beiden Gefässe haben sich nämlich voneinander entfernt, was besonders in der Fig. 8 deutlich ist. Es hat den Anschein, als wäre die Einmündungsstelle der Vena vitellina anterior caudalwärts auf der Vena omphalo-mesenterica herabgerückt; es kommt mir aber wahrscheinlicher vor, dass dies nicht der Fall ist, sondern dass die Entfernung der beiden Einmündungsstellen voneinander auf dem eigenen Wachsthum der Vena omphalo-mesenterica beruht. Ferner haben sich die beiden Venae omphalo-mesentericae einander mehr und mehr genähert, indem der Winkel zwischen ihnen spitzer geworden ist, was damit zusammenhängt, dass die vordere Darmpforte mehr die Form einer schmalen Spalte angenommen hat. Indem nun nach und nach, gleichzeitig damit, dass die vordere Darmpforte caudalwärts rückt, und die beiden hinteren Ausläufer der Parietalhöhle miteinander vereinigt werden und also in den unpaaren Abschnitt der Höhle aufgenommen werden, die cranialen Enden der noch unvereinigten Theile der beiden Venae omphalo-mesentericae ungefähr bis zu den Einmündungsstellen der Venae vitellinae anteriores miteinander verschmelzen, entsteht bald caudal vom Herzen ein mächtiger unpaarer Venenstamm, welcher sich cranialwärts, nachdem er die beiden Ductus Cuvieri aufgenommen hat, in das Herz fortsetzt, während er sich caudalwärts in die beiden Venae omphalo-mesentericae theilt; dieser Venenstamm ist der Meatus venosus, wie er von Balfour (1) und Hammar (7) genannt wird; Hochstetter nennt ihn dagegen „Ductus venosus" (13); ich ziehe aber den ersteren Namen vor, da der letztere leicht, wie auch Hochstetter selbst bemerkt, zu Verwechselung mit dem Ductus venosus Arantii Veranlassung geben kann. In dem in der Fig. 8 abgebildeten Modelle ist die Verschmelzung der beiden Venae omphalo-mesentericae indessen noch nicht sehr weit vorgeschritten.

Der Meatus venosus liegt, ebenso wie das Herz, dessen caudale Fortsetzung er ja bildet, ventral vom Vorderdarm; seine Lage und Form bei einem 60-stündigen Hühnerembryo zeigt die nach einem Modelle gezeichnete Fig. 9. Dieses Modell giebt dasjenige Stück des Embryo wieder,

welches den Meatus venosus enthält; es ist cranial- wie caudalwärts von Querschnitten begrenzt; ein Theil des Rückens, der in der Abbildung links liegt, mit dem Medullarrohre ist weggeschnitten, und ebenfalls sind die seitlichen Leibeswände entfernt, so dass man also in das Coelom hineinsieht und die Lateralfläche des Vorderdarmes (*d*) und des Meatus venosus (*mv*) von der rechten Seite betrachtet. Von der Keimscheibe (*k*) mit der provisorischen Praecardialwand der Parietalhöhle (*pw*) ist nur ein kleines Stück beibehalten. Der Meatus venosus (*mv*) hat die Form einer, in cranio-caudaler Richtung stehenden, kurzen Säule, die im Ganzen cylindrisch, doch etwas in dorso-ventraler Richtung plattgedrückt ist. Die Dorsalfläche der Säule ist in der Medianebene mit der Ventralfläche des Vorderdarmes verbunden mittelst eines kurzen Gekröses (vergl. den Querschnitt Fig. 13 von einem 80-stündigen Embryo), welches im grösseren cranialen Theile ziemlich schmal ist, aber gegen das Caudalende des Meatus venosus ziemlich plötzlich bedeutend breiter wird, wodurch es zwischen dem Meatus und dem Vorderdarme eine cranio-caudal verlaufende Rinne entsteht, welche gegen das Caudalende des Meatus venosus ziemlich plötzlich aufhört. Die Ventralfläche des Meatus ist frei und sieht in die Parietalhöhle hinein, die abgerundeten Seitenränder oder -flächen sind ebenfalls frei, nur am cranialen Ende mit den seitlichen Leibeswänden mittelst der Mesocardia lateralia verbunden (im Modelle sind diese natürlich übergeschnitten, da die seitlichen Leibeswände entfernt sind); cranialwärts geht der Meatus venosus ohne Unterbrechung in den Vorhof des Herzens über, nur durch eine ganz schwache horizontale Furche von demselben geschieden, und mit dem caudalen Ende ruht er auf dem „Boden" der Parietalhöhle, also auf der sattelförmigen caudalen Wand derselben, welche dadurch gebildet wird, dass die Ventralwand des Vorderdarmes in die provisorische Praecardialwand der Parietalhöhle (*pw*) umbiegt (vergl. Fig. 5); die Ventralfläche des Meatus venosus biegt selbstverständlich am Caudalende ebenfalls in die provisorische Praecardialwand um.

Nach der 60. Stunde breiten sich die beiden Lebergänge, welche in die Wand des Meatus venosus hineingewachsen sind, mehr und mehr mit ihren Verzweigungen in derselben aus, so dass diese Wand bedeutend dicker wird; dadurch wird der Meatus venosus zu einer im Ganzen cylindrischen Masse, durch welche das Gefäss in caudo-cranialer Richtung verläuft. Auf diese Masse passt der Name „Meatus venosus" dann nicht länger, und ich werde sie deshalb m i t t l e r e M a s s e d e s S e p t u m t r a n s v e r s u m nennen, da aus ihr die ganze mittlere Hauptpartie dieses Septum entsteht; den Namen „Meatus venosus" werde ich nur für das Gefäss im Innern der erwähnten Masse benutzen. Die mittlere Masse des Septum transversum zerfällt nun bald in zwei Abtheilungen, indem der kleinere

craniale Theil derselben sich als Sinus venosus („Sinus und Saccus reuniens“ nach His 11)[1] von dem grösseren caudalen Theile sondert, welcher zur Leberanlage wird. Die letztere nimmt ziemlich schnell an Mächtigkeit zu, und namentlich breitet sie sich zu den beiden Seiten aus, während der dorso-ventrale Durchmesser nicht so viel zunimmt; und da die Verbreiterung am grössten ist im cranialen Theile der Leberanlage, erhält diese bald die Form einer plattgedrückten Birne mit caudalwärts wendender abgestumpfter Spitze. In dieser Form zeigt die Leberanlage sich bei einem 80-stündigen Embryo, von welchem die Fig. 12 ein Modell, demselben Abschnitt des Embryo entsprechend wie Fig. 9 (doch ist in Fig. 12 der Rücken nicht weggeschnitten), wiedergiebt (*lb* = Leberanlage); Fig. 13 stellt einen Querschnitt[2] desselben Embryo dar, ungefähr in der Höhe des Verweisungsstriches zu *rnf* in Fig. 12; dieser Schnitt, welcher in dem Gebiete fällt, wo das Gekröse, welches die Dorsalfläche der Leberanlage (*lb*) mit der Ventralfläche des Vorderdarmes (*d*) verbindet, breit ist, zeigt deutlich die plattgedrückte Gestalt der Leberanlage.

Der kleinere craniale Theil der mittleren Masse des Septum transversum wird folgendermaassen zum Sinus venosus umgeformt. Es bildet sich auf dem cranialen Theile der Ventralfläche des Meatus venosus zwischen den Einmündungsstellen des rechten und linken Ductus Cuvieri ein querliegender Wulst, welcher allmählich stärker hervortritt, indem die Furche, welche ihn von dem caudalen Theile des Meatus scheidet, tiefer wird; dieser Wulst bildet die erste Anlage des Sinus venosus. Während er nun anfangs ziemlich gerade von der einen zur anderen Seite verläuft, wird er später mehr und mehr gekrümmt, die Convexität caudalwärts wendend, was mit der veränderten Lage der Ductus Cuvieri zusammenhängt; dieselben verlaufen ja nämlich anfangs fast in rein dorso-ventraler Richtung in der seitlichen Leibeswand eingeschlossen, kommen aber später, gleichzeitig damit, dass ihre Verlaufsrichtung mehr und mehr schräg von cranial und dorsal nach caudal und ventral wird, in einer gegen die Leibeshöhle vorspringenden Leiste zu liegen (vergl. His 11 und Born 3); die beiden cranialwärts gekrümmten Enden des Sinus venosus (oder die Mesocardia lateralia) werden dabei zu den „Hörnern“ desselben. Gleichzeitig hiermit kommt auch die Furche, welche den Sinus venosus von dem caudalen Theile der mittleren Masse des Septum transversum (von der Leberanlage) scheidet, mehr und mehr in einer, von caudal und ventral nach cranial

[1] Einzelne Verfasser bezeichnen als „Sinus venosus“ den ganzen Meatus venosus.

[2] Die abgebildeten Querschnitte sind alle von der cranialen Fläche gesehen, so dass also die Seite, welche die rechte des Embryo ist, links vom Beobachter liegt, und umgekehrt.

und dorsal gerichteten Ebene zu liegen. Aus diesem Grunde wird es in der That nur der ventrale Theil des cranialen Abschnittes der mittleren Masse, welcher als Sinus venosus von dem übrigen Theile abgeschnitten wird, und daher kommt es auch, dass der Sinus nicht die unmittelbare craniale Fortsetzung der Leberanlage bildet, sondern mehr auf der Ventralfläche der letzteren in der Nähe ihres Cranialendes zu liegen kommt. Diese Umbildung eines Theiles der mittleren Masse des Septum transversum zum Sinus venosus wird aus einer Vergleichung der Modelle von dem 60-stündigen und dem 80-stündigen Embryo, Figg. 9 und 12, klar; im ersteren Modelle ist der Meatus venosus (*mv*) eine einheitliche Masse, von deren Seitenflächen im cranialen Theile die (übergeschnittenen) Mesocardia lateralia abgehen; im letzteren Modelle ist die mittlere Masse deutlich in Leberanlage (*lb*) und Sinus venosus (*sv*) gesondert, und dieser letztere ist auf dem cranialen Theile der Ventralfläche der Leberanlage gelegen.[1]

Allmählich schneidet die Furche zwischen der Leberanlage und dem Sinus venosus tiefer und tiefer ein, wodurch der letztere immer mehr von der ersteren gesondert wird; zuletzt wird bekanntlich aus dem Sinus venosus ein Theil des Herzens, und derselbe bleibt nur an einer verhältnissmässig kleinen Stelle mit der Oberfläche der Leberanlage, auf welcher sich ein Theil des definitiven Zwerchfells bildet, verbunden.

Während die geschilderten Veränderungen sich am cranialen Ende der mittleren Masse des Septum transversum vollführen, findet auch am caudalen Ende derselben eine wichtige Umbildung statt. Beim 60-stündigen Embryo ruhte das caudale Ende des Meatus venosus auf dem sattelförmigen Boden der Parietalhöhle, und die Ventralfläche des Meatus setzte sich in die provisorische Praecardialwand der Höhle fort (Fig. 9). Aus dieser provisorischen Praecardialwand entsteht nun bald ein Gebilde, welches ich primäres Ventralligament der Leber nennen werde; schon bei einem 80-stündigen Embryo hat die provisorische Praecardialwand der Parietalhöhle diese Umformung erfahren, und das genannte Band ist als eine Verbindung der caudalen Spitze der Leberanlage mit der ventralen Leibeswand vorhanden, ist aber noch nicht vollständig frei geworden. Die Bildung des primären Ventralligametes der Leber geht folgendermaassen vor sich.

Bei einem Embryo von 60 Stunden wird die ventrale Begrenzung der Parietalhöhle noch von der provisorischen Praecardialwand, welche ja

[1] In Fig. 12 ist der Schnitt, welcher den Herzvorhof vom Sinus venosus abschneidet, gerade in der, diese beiden scheidenden Furche gelegt — dasselbe ist in Fig. 15 der Fall —, während in Fig. 9 ein kleiner Theil des Herzvorhofes cranial vor dieser Furche beibehalten ist.

ein gefässloser Abschnitt der Keimscheibe ist, gebildet. Um die etwas verwickelten Verhältnisse bei einem solchen Embryo besser klarzulegen, habe ich in Fig. 10 eine Skizze nach einem Modelle von einem Embryo des erwähnten Alters gezeichnet; das Modell ist ein anderes als das in Fig. 9 abgebildete; es giebt ein grösseres Stück des Embryo wieder, indem es von etwas caudal von der vorderen Darmpforte bis etwas cranial vom hinteren Ende des Proamnion reicht; es enthält auch den entsprechenden Theil der Keimscheibe (*k*), und endlich sind die seitlichen Leibeswände nicht, wie in Fig. 9, entfernt, sondern bis zur Umbiegung in das Amnion (*a*) beibehalten. Das Modell selbst habe ich nicht abgebildet, weil es sich unmöglich zeigte, in einer einzigen Abbildung desselben alles klarzulegen; ich habe deshalb vorgezogen, eine ganz schematische Skizze zu entwerfen, welche also ein Stück eines 60-stündigen Embryo mit dem zugehörigen Theile der Keimscheibe, von der rechten und ein wenig von der ventralen und cranialen Seite gesehen, vorstellen soll; die Skizze unterscheidet sich besonders dadurch von dem Modelle, dass die Keimscheibe (*k*) als parallel der Frontalebene des Embryo dargestellt ist, während sie in der Wirklichkeit eher parallel der Sagittalebene liegt, wie es aus dem Querschnitte Fig. 11 hervorgeht, welcher ungefähr dem Verweisungsstriche zu *p* in Fig. 10 entspricht.

In Fig. 10 stellt also die viereckige Platte *k* ein Stück der Keimscheibe vor; die zwischen den beiden Strichen *vva*, welche den Verlauf der Venae vitellinae anteriores bezeichnen sollen, gelegene Partie derselben ist die gefässlose provisorische Praecardialwand der Parietalhöhle (*pw*), welche cranialwärts am hinteren Rande des Proamnion (*p*) mit der cranialen Wand dieser Höhle (*cw*) zusammenstösst (vergl. auch den Sagittalschnitt des jüngeren Embryo Fig. 5). Die vordere Darmpforte ist mit *vd* bezeichnet; *mv* ist der Meatus venosus; das Herz, welches die craniale Fortsetzung desselben bildet, ist weggeschnitten gerade cranial vom Abgange der Mesocardia lateralia, von welchen man natürlich nur das rechte, viel zu lang dargestellt, sieht; *d* ist der dorsal vom Meatus venosus gelegene Vorderdarm. Das Amnion (*a*), das in der Nähe seines Ursprunges abgeschnitten ist, ist eine Fortsetzung theils der seitlichen Leibeswand, theils der cranialen Wand der Parietalhöhle (*cw*), und entspringt ferner am Seitenrande des Proamnion (*p*), wie es ebenfalls aus dem Querschnitte Fig. 11 hervorgeht.

Wird nun mit der fortschreitenden Entwickelung des Embryo der craniale Theil desselben (der ganze in Fig. 10 dargestellte Theil) nach vorn geschoben, während die Keimscheibe unbewegt liegen bleibt, so muss die provisorische Praecardialwand der Parietalhöhle (*pw*) in die vordere Darmpforte hineingezogen werden, während ihre Rolle als Ventralwand der Höhle

wegfallen muss und von der verlängerten cranialen Wand derselben (*cw*) übergenommen werden muss; die Skizze Fig. 10-bis soll dieses veranschaulichen. So entsteht die definitive, ektodermbekleidete Ventralwand der Parietalhöhle (vergl. 24). Die frühere provisorische Praecardialwand (Fig. 10 *pw*) muss in der cranialen Wölbung (in der Decke) der vorderen Darmpforte zu liegen kommen (Fig. 10-bis *pw*), und die Darmpforte muss sich von der Stelle, welche sie in Fig. 10 einnimmt, nach vorn bewegen, so dass sie am hinteren Rande des Proamnion (*p*) zu liegen kommt (Fig. 10-bis). Während dies geschieht, verschmälert sich indessen das Proamnion zu einem in cranio-caudaler Richtung verlaufenden Streifen (Fig. 10-bis *p*), und der Amnionsack, welcher früher längs dem Rande des rundlichen Proamnion mit der Keimscheibe verbunden war (Fig. 10), ist es also jetzt nur längs des erwähnten Streifens (Fig. 10-bis); am hinteren Ende dieses Streifens ist die Kante, mittelst welcher die Leibeswand in das Amnion umbiegt, an dem Rande der vorderen Darmpforte festgeheftet (Fig. 10-bis). Die streifenförmige Verbindung des Amnionsackes mit der Keimscheibe wird später zu einem niedrigen, sagittal stehenden Gekröse ausgezogen; dies ist in dem in Fig. 12 abgebildeten Modelle eines 80-stündigen Embryo geschehen; hier ist *cw* die frühere craniale, jetzt definitive ventrale Wand der Parietalhöhle, *a* das Amnion und *k* die Keimscheibe, welche mittelst eines sagittal gestellten Gekröses mit dem Amnionsacke verbunden ist. Das Proamnion ist zu einem Streifen der Keimscheibe längs der Insertion dieses Gekröses verschmälert worden.

In der folgenden Zeit schliesst sich nun die vordere Darmpforte allmählich von vorn nach hinten, indem ihre beiden Seitenwände sich gegen einander legen und verschmelzen; aus dem geschlossenen Theile der Darmpforte entsteht somit ein sagittal gestelltes Gekröse, welches die Ventralwand des (jetzt natürlich auch geschlossenen) Vorderdarmes mit der Keimscheibe verbindet, und welches cranialwärts bis zum Caudalende der Leberanlage und caudalwärts bis zum Cranialrande des noch offenen Theiles der Darmpforte reicht; der craniale Theil dieses Gekröses oder der Theil, welcher vom Caudalende der Leberanlage ausgeht, ist selbstverständlich aus der ehemaligen provisorischen Praecardialwand der Parietalhöhle hervorgegangen. Ein solches Gekröse findet man bei einem Embryo, welcher 5—6 Tage gebrütet worden ist; ein Modell eines Embryo von diesem Alter ist in der Fig. 15 abgebildet, ebenso wie die Figg. 9 und 12 von der rechten Seite gesehen. Der cranialste Theil dieses Gekröses oder der Theil, welcher in Fig. 15 mit *pvl* bezeichnet ist, bleibt in der folgenden Zeit bestehen, während der übrige Theil desselben allmählich verschwindet. Wie die provisorische Praecardialwand der Parietalhöhle schon beim 60-stündigen Embryo (Fig. 10) eine Verbindung zwischen dem Caudalende

des Meatus venosus (*mv*) und der cranialen Wand der Parietalhöhle (*cw*) bildete, so bildet natürlich auch später der aus der provisorischen Praecardialwand entstandene cranialste Theil des erwähnten Gekröses eine Verbindung zwischen der mittleren Masse des Septum transversum (der Leberanlage) und der, zur definitiven Ventralwand der Parietalhöhle gewordenen Cranialwand derselben; wenn dann später der caudale Theil des Gekröses verschwindet, und die Leibeswand sich schliesst, bleibt der restirende, aus der ehemaligen provisorischen Praecardialwand der Parietalhöhle entstandene, cranialste Theil des Gekröses als ein, frei zwischen Caudalende der Leberanlage und ventraler Leibeswand ausgespanntes Ligament bestehen. Dieses Ligament ist das primäre Ventralligament der Leber; in Folge der eben beschriebenen Entwickelung ist dasselbe also eine primäre Bildung im Gegensatze zu den beiden Mesocardia lateralia, die durch secundäre Verwachsungen entstehen.

Der hier auseinandergesetzte Vorgang ist derselbe, wie ich in meiner vorigen Arbeit (24) für das Kaninchen und die Maus beschrieben habe. Betrachtet man allein die Keimscheibe, so ist es leicht verständlich, dass die vordere Darmpforte zwischen dem Stadium des 60-stündigen und demjenigen des 80-stündigen Embryo nach vorn rücken muss, nämlich, wie gesagt, von der Stelle, wo sie in Fig. 10 gelegen ist, bis zum hinteren Rande des Proamnion (Fig. 10-bis); nach der 80. Stunde rückt sie dann wieder nach hinten, indem sie sich von vorn nach hinten schliesst. Selbstverständlich kann die Darmpforte, wenn man nur den Embryo betrachtet, dennoch sehr wohl stetig nach hinten rücken. Wie ich ebenfalls in meiner vorigen Arbeit hervorgehoben habe, liegt der Grund der vorderen Grenzrinne da, wo die craniale Wand der Parietalhöhle mit der provisorischen Praecardialwand derselben am hinteren Rande des Proamnion zusammenstösst (Fig. 10, vergl. auch Fig. 5); nachdem die provisorische Praecardialwand zum primären Ventralligament der Leber umgeformt worden ist, liegt er also da, wo dieses Ligament sich an der ventralen Leibeswand inserirt. Also kann der Satz His's (8, S. 21): „Die vordere Grenzrinne entspricht dem späteren Boden der Mundhöhle" nicht gültig sein.

Das primäre Ventralligament der Leber inserirt sich an der caudalen Spitze der Leberanlage.[1] Es ist nun klar, dass man, um von dem cranialen Abschnitte des Coeloms in den caudalen zu gelangen, entweder dorsalwärts von den Mesocardia lateralia oder ventralwärts von denselben passiren

[1] Es ist eigentlich nur im Anfange, dass die Gegend der Leber, wo das primäre Ventralligament sich inserirt, die caudale Spitze derselben ist. Später wachsen nämlich die Verzweigungen der Lebergänge caudalwärts hinab, längs der Vena omphalomesenterica, wodurch die Insertionsstelle des erwähnten Ligamentes nicht mehr der caudalste Punkt der Leber bleibt. Dies ist schon aus der Fig. 15 ersichtlich.

kann. Auf ersterem Wege kommt man durch die beiden Canäle, welche His (10) als „Recessus parietales“ bezeichnet hat, und welche voneinander durch den Darm und dessen Verbindung einerseits mit der dorsalen Leibeswand und andererseits mit der Dorsalfläche der mittleren Masse des Septum transversum geschieden sind; ventralwärts von den Mesocardia lateralia ist die Passage, wenigstens so lange die Leber noch nicht viel entwickelt ist, bedeutend freier, wird aber in der Medianebene von dem primären Ventralligamente der Leber unterbrochen. Man kann also sagen, dass sowohl dorsal als ventral von den beiden Mesocardia lateralia zwei Oeffnungen, jederseits eine, von der Parietalhöhle in die Rumpfhöhle hinabführen; die ventralen Oeffnungen habe ich schon in meiner ersten Zwerchfell-Arbeit (23) beim Kaninchen beschrieben und sie dort als „Recessus parietales ventrales“ bezeichnet im Gegensatze zu den His'schen „Recessus parietales“, welche ich „Recessus parietales dorsales“ genannt habe. Der erstere Name lässt sich aber nicht gut beim Hühnchen verwenden, da es hier ventral vom Mesocardium laterale gar nicht von einem „Recessus“ die Rede ist, sondern lediglich von einer einfachen Oeffnung.

Ueber die Schliessung dieser Oeffnung ist nicht viel zu sagen; ausserdem hat Hochstetter schon vor Jahren diesen Vorgang sowohl bei Eidechsen- als bei Hühnerembryonen ziemlich ausführlich beschrieben (14). Auf der Innenfläche der seitlichen und ventralen Leibeswand erhebt sich jederseits, zwischen der Insertion des Mesocardium laterale und derjenigen des primären Ventralligamentes der Leber, längs einer von dorsal und cranial nach ventral und caudal gerichteten Linie, eine Leiste, deren medialwärts wendende Firste allmählich, in der Richtung von cranial- nach caudalwärts, mit der Seitenfläche der Leberanlage verwächst; dadurch wird auf der Ventralseite der Leberanlage eine dreieckige Fläche, welche die Spitze, die am primären Ventralligamente liegt, caudalwärts kehrt, abgegrenzt; diese Fläche wendet ventralwärts und etwas cranialwärts (Fig. 15) und sieht gegen den ventralen, zur Pericardialhöhle werdenden Theil der Parietalhöhle, und gegen sie lehnt sich das Herz. Die Leiste, welche ich als seitliche Schlussfalte des Septum transversum bezeichnen werde, entwickelt sich, wie gesagt, von cranial- nach caudalwärts und erscheint daher zuerst als caudale Fortsetzung des Mesocardium laterale; sie findet sich schon auf einer frühen Entwickelungsstufe, ebenso wie auch die Verwachsung ihrer Firste mit der Leberanlage früh beginnt. Wird die seitliche Leibeswand weggeschnitten, muss natürlich derjenige Theil der Schlussfalte, welcher schon mit der Leberanlage verwachsen ist, ebenso wie das Mesocardium laterale, dessen caudale Fortsetzung die Falte ja bildet, übergeschnitten werden; während die Schnittfläche des Mesocardium laterale

anfangs rund ist, wie im Modelle des 60-stündigen Embryo (Fig. 9), erhält sie deshalb später an der caudalen Seite einen caudalwärts spitz auslaufenden Anhang, welcher allmählich länger und länger wird; dies zeigen die Modellabbildungen des 80-stündigen Embryo (Fig. 12) und noch mehr des 5 bis 6-tägigen (Fig. 15); auf diesem letzteren Modelle sieht man auch deutlich, dass die Linie, längs welcher die Verwachsung der seitlichen Schlussfalte mit der Leberanlage geschieht, gegen das primäre Ventralligament der Leber (*pvl*) gerichtet ist. Die Linie, längs welcher die Falte sich auf der Innenfläche der Leibeswand erhebt, folgt ungefähr dem Laufe der Vena umbilicalis, wie es die Fig. 17 zeigt (*vu* = Vena umbilicalis); dieser Schnitt des 5 bis 6-tägigen Embryo liegt fast gerade caudal von der Stelle, wo die Verwachsung der Schlussfalte mit der Leberoberfläche aufhört, entspricht somit ungefähr dem Verweisungsstriche zu *lb* in Fig. 15; auf dem mehr caudalwärts liegenden Schnitte desselben Embryo, Fig. 18 (ungefähr dem Verweisungsstriche zu *pvl* in Fig. 15 entsprechend), ist die Erhebung der Schlussfalte auf der Innenfläche der Leibeswand noch nicht angefangen, und dasselbe ist selbstverständlich der Fall in dem, fast an derselben Stelle liegenden Schnitte Fig. 14 von einem Embryo, welcher nur ungefähr 100 Stunden alt ist. Nach und nach kommt die genannte Vene in der Falte selbst zu liegen, wodurch es möglich wird, dass sie einen veränderten Abfluss bekommen kann. Anfangs ergiesst sich bekanntlich (siehe Hochstetter 13) sowohl die rechte als die linke Nabelvene in den Ductus Cuvieri da, wo dieser mittelst des Mesocardium laterale in den cranialen Theil des Meatus venosus (oder später in den Sinus venosus) mündet. Eine Zeitlang ist dann die rechte Nabelvene die grössere; dieselbe wird aber bald wieder kleiner und verschwindet zuletzt ganz, doch erst ziemlich spät. Die linke Nabelvene sendet, wenn die Verwachsung der linken Schlussfalte mit der Leberoberfläche ungefähr bis zur halben Höhe der letzteren vorgeschritten ist — bei einem 5 bis 6-tägigen Embryo ist die Verwachsung der Schlussfalte mit der Leber etwas weiter vorgeschritten, wie es die Fig. 15 für die rechte Seite zeigt —, einen Zweig auf dem Wege dieser Verwachsung in die Leber hinein, und dieser Zweig, welcher durch die Leber zum Sinus venosus geht, kommt dann nach und nach dazu, den Hauptabfluss der Vene zu bilden, während der craniale Rest derselben unbedeutend wird. Wie es aber geschieht, dass das caudalwärts von dem erwähnten Zweige liegende Stück der Umbilicalvene in der Medianebene auf der Oberfläche der Leber zu liegen kommt, ist mir nicht ganz klar geworden; es scheint mir aber dies möglicherweise derart vor sich zu gehen, dass das fragliche Stück der linken Nabelvene in der Kante des noch unverwachsenen Theiles der Schlussfalte zu liegen kommt, dass darauf diese Kante mit der Oberfläche der Leber verwächst, und dass

endlich die Insertionslinien der rechten und linken Schlussfalte auf der Leber — die ja anfangs miteinander die Figur eines *V* bilden, indem sie am primären Ventralligamente zusammenstossen — in ihrem caudalen Theile sich einander nähern, bis sie in der Mittellinie zusammentreffen, so dass die Figur, welche sie miteinander bilden, zu einem *Y* wird. Wenn darauf die nebeneinander liegenden caudalen Theile der rechten und linken Schlussfalte miteinander verwachsen, entsteht dadurch das definitive Ligamentum suspensorium hepatis.

Durch die allmähliche, von cranial nach caudal vorschreitende, Verwachsung der Firste der rechten und linken Schlussfalte mit der Oberfläche der Leberanlage wird die Oeffnung, welche ventral vom Mesocardium laterale, auf jeder Seite des primären Ventralligamentes der Leber, von der Parietalhöhle in die Rumpfhöhle hinabführt, allmählich verengt, so dass bei einem 7-tägigen Embryo nur noch ein ganz kleines Loch auf jeder Seite des primären Ventralligamentes übrig ist. Dasselbe wird aber auch bald verschlossen, und dann ist also der ventrale Abschnitt der Parietalhöhle, die Pericardialhöhle, caudalwärts vollständig von der Rumpfhöhle abgeschlossen und das Septum transversum fertig gebildet. Was nun später aus dem primären Ventralligamente der Leber wird, habe ich nicht untersucht und kann also nicht entscheiden, ob es ganz verschwindet, oder ob es in dem caudalen freien Rande des Ligamentum suspensorium bestehen bleibt; dass aber die Hauptmasse dieses Ligamentes von dem caudalen Theile der seitlichen Schlussfalten gebildet sein muss, scheint mir einleuchtend, weil in diesen letzteren die Venae umbilicales ihre Lage haben. Dies stimmt auch gut mit Mathes's Beobachtungen bei Amphibien (21) überein; hier verschwindet nämlich nach diesem Verfasser das primäre Ventralligament der Leber, welches er als „Mesohepaticum anterius" bezeichnet, sehr frühe, bereits ehe die seitlichen Schlussfalten des Septum transversum sich in der ventralen Mittellinie vereinigt haben; das Ligamentum suspensorium hepatis ist also hier unzweifelhaft eine secundäre Bildung. Beim Hühnchen ist es, wie erwähnt, nicht unmöglich, dass das primäre Ventralligament der Leber als ein Theil des definitiven Ligamentum suspensorium bestehen bleibt, wie ich es auch seiner Zeit für die Säugethiere vermuthete (23).

— — —

Während die Dorsalfläche der mittleren Masse des Septum transversum anfangs nur in der Medianebene mittelst eines unpaaren, sagittal gestellten Gekröses mit dem Vorderdarme und durch diesen mittelbar mit der dorsalen Leibeswand verbunden ist (Fig. 13), entwickeln sich später zwei andere Verbindungen zwischen der dorsalen Fläche der mittleren Masse und der dorsalen Leibeswand, ebenfalls in Form von sagittal gestellten

Gekrösen, eines auf jeder Seite des ursprünglichen Gekröses. Diese Gebilde sind schon bei vielen Thieren beschrieben worden, beim Hühnchen zum ersten Male von Hochstetter (12), und neuerdings hat Mathes (21) ihnen bei Amphibien die Namen „Ligamentum hepato-cavo-pulmonale“ (für das auf der rechten Seite des ursprünglichen Gekröses gelegene) und „Ligamentum hepato-pulmonale“ (für das linke) gegeben; ich werde doch hier, der Einfachheit halber, dem Beispiele von Brachet (4) folgen und sie als rechtes und linkes Nebengekröse des Septum transversum bezeichnen — Brachet nennt sie „Méso latéral droit et gauche“ — und für das ursprüngliche Dorsalgekröse des Septum transversum den Namen Hauptgekröse benutzen. Diese Nebengekröse des Septum transversum entstehen bekanntlich in der Weise, dass die freie, ventralwärts wendende Firste einer von der dorsalen Leibeswand oder genauer von der Lateralfläche des dorsalen Darmgekröses, in der Nähe der dorsalen Insertion des letzteren, entspringenden Leiste mit der Dorsalfläche der mittleren Masse des Septum transversum verwächst, und zwar beginnt die Verwachsung am cranialen Ende der Leiste und schreitet in caudaler Richtung fort; dadurch entsteht auf jeder Seite des Darmes ein von der einen zur anderen Seite comprimirter Raum, welcher lateralwärts von der Leiste, so weit ihre Kante mit der Dorsalfläche der mittleren Masse des Septum transversum verwachsen ist und sich also in Nebengekröse verwandelt hat, begrenzt ist, und welcher sich caudalwärts da, wo diese Verwachsung aufhört, in das Coelom öffnet, während er cranialwärts blind geschlossen ist. Bekanntlich entsteht die linke Leiste später als die rechte und verwächst auch niemals so weit caudalwärts mit der dorsalen Fläche der mittleren Masse; die Folge davon ist natürlich, dass der linke Raum zwischen Darm und Nebengekröse viel kürzer in cranio-caudaler Richtung ist als der rechte, und sich an einer mehr cranialwärts gelegenen Stelle in das Coelom öffnet; bei Säugethieren ist der linke Raum überhaupt sehr unbedeutend, während er beim Hühnchen eine recht ansehnliche Ausstreckung hat, wie es schon von Hochstetter (12) gezeigt worden ist. Was die Benennung dieser beiden Räume anbelangt, so nannte His (9) den rechten „Recessus superior sacci omenti“, welcher Name auch von den meisten übrigen Verfassern, welche mit Säugethierembryonen gearbeitet haben, benutzt worden ist; dem linken Raume gab His keinen Namen. Stoss (25) nennt beide Räume „Recessus pleuro-peritoneales“ und Mall (20) nennt sie „gastric diverticula“; ich werde hier den His'schen Namen für den rechten Raum beibehalten mit dem Unterschiede, dass ich Recessus anterior sacci omenti statt „Recessus superior“ sagen will; den entsprechenden linken Raum werde ich einfach als den linken Recessus bezeichnen. Von den Leisten, welche die Bildung der Nebengekröse einleiten, habe ich früher

(23) die rechte als „Plica venae cavae“ bezeichnet, weil ja in ihr ein Theil der hinteren Hohlvene entsteht; da aber dieser Name nur für die caudale Hälfte der rechten Leiste passt und gar nicht für die linke, werde ich im Folgenden beide Leisten einfach als Nebengekrösfalten bezeichnen — Brachet (4) nennt sie „Prolongements caudals du méso latéral“. Der Name Hohlvenenfalte kann dann, wenn man will, für die caudale Hälfte der rechten Nebengekrösfalte beibehalten werden.

Ueber den ersten Anfang der Bildung des Recessus anterior sacci omenti und des entsprechenden linken Recessus habe ich selber früher (23) für das Kaninchen angegeben, dass derselbe dadurch entsteht, dass die Ventralfläche einer, von der lateralen Darmwand vorspringenden, frontalgestellten Erhabenheit, in welche der primäre Bronchus hineinwächst, und welche ich deshalb als „Lungenflügel“ bezeichnete, mit dem Rande einer auf der Dorsalfläche der mittleren Masse des Septum transversum entstandenen, sagittal gestellten Leiste verwächst; Stoss hat aber später (25) dies als unrichtig erklärt und folgende Entstehungsweise der fraglichen Recessus angegeben: zuerst bildet sich auf der lateralen Darmwand eine längliche, in cranio-caudaler Richtung verlaufende, Einsenkung; darauf verwachsen der dorsale und der ventrale Begrenzungswulst derselben miteinander, wodurch die Einsenkung zu einem, cranialwärts blind geschlossenen, aber caudalwärts offenen Canale wird; diese Verwachsung der Begrenzungswülste schreitet dann in der Folge allmählich weiter in caudaler Richtung fort, wodurch der Canal, welcher natürlich der Recessus ist, länger wird.

Diese Erklärungsweise scheint mir nicht ganz für das Hühnchen zu passen. Betrachtet man nämlich das Modell des 60-stündigen Embryo (Fig. 9), sieht man, dass die rechte Nebengekrösfalte *rnf* in ihrem caudalen Theile sehr wenig vorspringend ist; erst im Niveau des Mesocardium laterale beginnt sie etwas höher zu werden, und gleichzeitig wendet sich die Furche, welche ihre ventrale Begrenzung bildet und welche im caudalen Theile fast gerade in caudo-cranialer Richtung verläuft, nach cranial- und ventralwärts, über die Lateralfläche des Darmes laufend, bis sie auf der dorsalen Fläche des Meatus venosus endet. In diesem schrägen Verlaufe ist die Furche besonders tief und gräbt sich in cranialer Richtung in die Darmwand hinein, so dass hier eine kleine, seitlich comprimirte, cranial blind endende Tasche entsteht; der Grund derselben ist in der Abbildung als punktirte Linie dargestellt. Diese Tasche ist selbstverständlich die erste Andeutung des Recessus anterior sacci omenti; die Lateralwand derselben wird also von einer schräg nach ventral und cranial laufenden Fortsetzung der eigentlichen Nebengekrösfalte gebildet.

Auf der linken Seite desselben Modelles ist die Nebengekrösfalte viel weniger entwickelt; es fehlt hier ganz der caudale, gerade caudalwärts ab-

steigende Theil derselben, und von dem schrägen, auf der Lateralfläche des Darmes verlaufenden Abschnitte ist nur der ventrale Theil in der Nähe des Meatus venosus vorhanden. Auch hier gräbt sich eine kleine Tasche, der Anfang des linken Recessus, von der caudalen Seite der Falte unter dieselbe hinein.

Man kann also mit einigem Rechte, wie es mir scheint, sagen, dass die Nebengekrösfalte, sowohl die rechte als die linke, erst als eine kleine, ungefähr in ventro-dorsaler Richtung auf der Seitenfläche des Vorderdarmes verlaufende Leiste erscheint, welche ventralwärts auf der Dorsalfläche des Meatus venosus stösst, während sie dorsalwärts allmählich verstreicht. Diese Leiste wendet ihre freie Kante nicht gerade nach der Seite, sondern mehr nach caudalwärts, wodurch es medial von derselben eine kleine Tasche entsteht, welche cranialwärts blind geschlossen ist, während ihre Eingangsöffnung caudalwärts wendet; dieselbe ist die erste Andeutung des Recessus anterior sacci omenti und des entsprechenden Recessus der linken Seite. Allmählich wird die Leiste länger, d. i. lässt sich weiter dorsalwärts auf der Lateralfläche des Vorderdarmes verfolgen, und wenn sie das dorsale Darmgekröse erreicht hat, biegt sie caudalwärts um und läuft nun gerade in caudaler Richtung, von dem dorsalen Darmgekröse da entspringend, wo dasselbe an der dorsalen Leibeswand haftet (*rnf* Fig. 9 vom 60-stündigen und Figg. 12 und 13 vom 80-stündigen Embryo). In diesem Verlaufe der Leiste springt ihre Firste ventralwärts hervor (Fig. 13).

Allmählich wird nicht allein die Nebengekrösfalte länger, d. i. lässt sich weiter caudalwärts verfolgen, sondern der schon gebildete Theil wird auch allmählich höher, d. i., der Abstand von der Basis der Falte bis zur freien Firste wird grösser. Dies gilt sowohl von dem cranialen, sagittal verlaufenden Abschnitte der Falte, als von dem caudalen, in cranio-caudaler Richtung absteigenden Theile, und durch das Höherwerden des ersteren Abschnittes wird natürlich die Lateralwand des Recessus anterior sacci omenti ebenso wie des linken Recessus verlängert in cranio-caudaler Richtung, was dann natürlich auch für den Recessus selbst gilt; vielleicht gräbt sich doch auch der Recessus eine Strecke weit in der Vorderdarmwand cranialwärts hinauf. Es gewinnt hierdurch den Anschein, als verwüchse die freie Kante des caudalwärts absteigenden Theiles der Nebengekrösfalte mit der dorsalen Fläche der mittleren Masse des Septum transversum von cranial- nach caudalwärts, etwas das nicht wirklich der Fall zu sein braucht, wie aus der obigen Erklärungsweise hervorgeht. Nach und nach wird die Lateralwand des Recessus anterior sacci omenti (das rechte Nebengekröse) bis zum Caudalende der Leber verlängert; linkerseits dagegen reicht das Nebengekröse niemals weiter caudalwärts als bis zum cranialen Ende dieses Organs; caudal vom Caudalende des Nebengekröses setzt sich

dann auf beiden Seiten eine Nebengekrösfalte mit freier ventraler Kante noch eine Strecke weit fort.

Sowohl das rechte als das linke Nebengekröse hat Bedeutung für die Entwickelung der Lunge. Der primäre Bronchus entspringt bekanntlich vom Caudalende der Tracheaanlage ungefähr im Niveau des cranialen Endes des Recessus anterior und des linken Recessus, geht von da um den cranialen Rand des Recessus oder eher um den ventralen Rand desselben in der Nähe seines Cranialendes — in Fig. 12 ist sowohl der Grund des Recessus als der primäre Bronchus punktirt dargestellt — und kommt dann in den sagittal laufenden Theil der Nebengekrösfalte, welcher ja schon beim 60-stündigen Embryo die Lateralwand des auf diesem Stadium sehr kleinen Recessus bildet, und dann weiter in den caudalwärts absteigenden Theil der Falte hinein. Da nun aber die Verwachsung der Kante der Nebengekrösfalte mit der Dorsalfläche der mittleren Masse des Septum transversum dem Eindringen des primären Bronchus vorauseilt, kann man also besser sagen, dass letzterer in die Lateralwand des Recessus oder in das Nebengekröse eindringt. Durch dieses Eindringen des primären Bronchus wird der mittlere Theil des Nebengekröses bedeutend verdickt und springt namentlich lateralwärts als „Lungenflügel" stark in das Coelom hervor (Fig. 17, Querschnitt eines 5 bis 6-tägigen Embryo), während der dorsale und ventrale Theil des Nebengekröses nicht verdickt werden, sondern als schmale, ungefähr sagittalgestellte Gekröse bestehen bleiben, welche den Lungenflügel bezw. mit dem dorsalen Darmgekröse und der mittleren Masse des Septum transversum oder der Leberanlage verbinden. Das Nebengekröse ist dann also durch das Eindringen des primären Bronchus in drei Theile zerfallen, in der Mitte den Lungenflügel (Fig. 17 *l*), dorsalwärts das Ligamentum pulmonale (rechterseits ohne Bezeichnung, auf der linken Seite mit *lp* bezeichnet) und ventralwärts das Ligamentum pulmonale accessorium (dasselbe findet sich in dem abgebildeten Querschnitte nur rechterseits, den Lungenflügel, *l*, mit der Leberanlage, *lb*, verbindend, ist aber ohne Bezeichnung).

Auf der rechten Seite, wo die Verwachsung der Firste der Nebengekrösfalte mit der Leberanlage sich viel weiter caudalwärts fortsetzt, als der primäre Bronchus in die Falte vordringt, ist deshalb die Lunge bis zum caudalen Ende sowohl mit einem Ligamentum pulmonale als mit einem Ligamentum pulmonale accessorium versehen; auf der linken Seite dagegen erfolgt die Verwachsung der Nebengekrösfalte nicht so weit caudalwärts hinab, wie der Bronchus in dieselbe hineindringt, und die Folge davon ist dann also, dass die linke Lunge nur ungefähr bis zur halben Höhe mit einem Ligamentum pulmonale accessorium versehen ist, während sie natürlich bis zum caudalen Ende ein Ligamentum pulmonale besitzt; der Quer-

schnitt Fig. 17 fällt caudal von der Stelle, wo das Ligamentum pulmonale accessorium sinistrum aufgehört ist, und der Querschnitt der linken Lunge ist deshalb nur mit dem dorsalen Darmgekröse, mittelst des Ligamentum pulmonale (*lp*), verbunden; die rechte Lunge (*l*) hat dagegen sowohl ein Ligamentum pulmonale als ein Ligamentum pulmonale accessorium. Die Figg. 15 und 16 sind Abbildungen eines Modelles, welches ungefähr dasselbe Stück von einem 5—6-tägigen Hühnerembryo (wovon auch die Querschnitte Figg. 17 und 18 stammen) wiedergiebt, wie die vorhergehenden Modelle von jüngeren Embryonen. In Fig. 16 ist die Leber entfernt worden; um dieses zu thun, muss man natürlich nicht allein das dorsale Hauptgekröse des Septum transversum, sondern auch die beiden Nebengekröse überschneiden. Die beiden Ligamenta pulmonalia accessoria (*lpa*) sind also übergeschnitten; man sieht, dass das linke Ligament bald aufhört — caudalwärts von demselben erblickt man den freien ventralen Rand der linken Lunge (*l*) —; rechterseits reicht dagegen das Ligamentum pulmonale accessorium bis zum Caudalende der Lunge (*l*) und setzt sich, im Verein mit dem Ligamentum pulmonale, in die Hohlvenenfalte (*hvf*) fort.[1]

Der primäre Bronchus dringt nicht bis zum caudalen Ende der Nebengekrösfalte vor, sondern endet ungefähr in der halben Höhe derselben. Linkerseits hält sich der caudale Rest der Falte auch in der Folge als einfache Leiste mit ventralwärts wendendem, abgerundetem Rande (Figg. 14 und 18 *lnf*); rechterseits dagegen setzt sich die Verwachsung der Firste der Falte mit der Leberanlage noch eine gute Strecke caudalwärts vom Caudalende der Lunge fort. Auf der caudalen Hälfte der rechten Nebengekrösfalte passt der Name Hohlvenenfalte (Figg. 15 und 16 *hvf*); in derselben entwickelt sich nämlich die Vena cava posterior (Fig. 14 *vcp*), welche von caudal nach cranial hinaufsteigt und, wenn sie den mit der Leber verwachsenen Theil der Nebengekrösfalte erreicht hat, im Niveau des Caudalendes der Lunge nach ventralwärts umbiegt und in den Meatus venosus fällt. Allmählich verwächst nun auch der ventrale Rand desjenigen Theiles der rechten Nebengekrösfalte, welcher die Vena cava posterior enthält, also der Hohlvenenfalte, mit der dorsalen Leberfläche, und darauf

---

[1] Stoss (25) macht richtig darauf aufmerksam, dass der primäre Bronchus, um von der Theilungsstelle der Tracheaanlage in die laterale Wandplatte des Recessus zu gelangen, um die ventrale Kante des Recessus an dessen cranialem Ende herumbiegt. Wenn er aber daraus die Folgerung zieht, dass das Ligamentum pulmonale accessorium eher als das eigentliche Ligamentum pulmonale als directe Fortsetzung der Lungenwurzel zu betrachten ist, so scheint mir der eben erwähnte Umstand, dass auf der linken Seite das Ligamentum pulmonale accessorium bald aufhört, während das Ligamentum pulmonale sich bis zum caudalen Ende der Lunge fortsetzt, gegen diese Anschauung zu sprechen.

dringen Zweige der Leberschläuche in die Hohlvenenfalte hinein und umwachsen die Hohlvene; auf diese Weise wird der ventrale Theil der Hohlvenenfalte in die Leber aufgenommen und wird zu einem besonderen Lappen derselben, während der kleinere dorsale Theil der Falte als dorsales Lebergekröse (Hochstetter 12) bestehen bleibt. Dieser ganze Vorgang ist sehr leicht aus einer Vergleichung der beiden Querschnitte Fig. 14 von einem ungefähr 100-stündigen und Fig. 18 von dem 5 bis 6-tägigen Embryo zu ersehen. Während in Fig. 14 die rechts vom Magen (*d*) liegende Coelombucht noch zwischen Leberanlage (*lb*) und Hohlvenenfalte (in welcher die hintere Hohlvene *vcp* liegt) mit dem übrigen Coelome in Verbindung steht, ist diese Coelombucht in Fig. 18 durch Verwachsung der Hohlvenenfalte mit der Leber abgeschlossen, und die hintere Hohlvene (*vcp*) liegt hier innerhalb der Leber, während nur ein ganz kurzer Rest der früheren Hohlvenenfalte als dorsales Lebergekröse (*dlg*) übrig geblieben ist. Der neugebildete Leberlappen, welcher die in caudo-cranialer Richtung verlaufende Vena cava posterior einschliesst, ist bei den hier in Frage kommenden jüngeren Hühnerembryonen in keiner Weise durch Furchen von der übrigen Masse der Leber abgesetzt. In dem Modelle Fig. 15 ist der cranialste Theil der Hohlvenenfalte (*hvf*) schon mit der Leber verwachsen und in dieselbe aufgenommen; das dorsale Lebergekröse sieht man aber nicht, weil es in der Vertiefung zwischen Leber und Lungenspitze liegt. Entfernt man die Leber, wie es in der Fig. 16 gemacht ist, muss die Hohlvenenfalte caudalwärts von der Stelle, wo ihre Verwachsung mit der Leber aufhört, übergeschnitten werden; das ebenfalls übergeschnittene dorsale Lebergekröse (*dlg*) kommt dabei zum Vorschein als caudale Fortsetzung des Ligamentum pulmonale accessorium dextrum (*lpa*) (und des Ligamentum pulmonale dextrum) und als craniale Fortsetzung des noch unverwachsenen Theiles der Hohlvenenfalte (*hvf*).

Durch die allmähliche, von cranial- nach caudalwärts vorwärtsschreitende Verwachsung der Firste der rechten Nebengekrösfalte mit der dorsalen Leberfläche wird das Foramen Winslowii in cranio-caudaler Richtung verkürzt. Dasselbe ist zuerst ein längliches, mit dem längsten Durchmesser in der erwähnten Richtung stehendes Loch, welches dorsalwärts von dem Rande der Nebengekrösfalte, ventralwärts von der Dorsalfläche der mittleren Masse des Septum transversum (oder der Leberanlage) und cranialwärts von dem caudalen Rande der lateralen Recessuswand (oder des rechten Nebengekröses) begrenzt wird. Die caudale Begrenzung des Loches fällt mit der caudalen Wand (dem Boden) der Höhle oder Grube, zu welcher das Loch hineinführt, zusammen. Ob diese Grube, die auf der rechten Seite desjenigen Vorderdarmabschnittes liegt, welcher dem Magen und dem cranialen Theile des Duodenum entspricht, und die schon

beim 80-stündigen Embryo deutlich ausgeprägt ist (Modellabbildung Fig. 12 und Querschnitt Fig. 13), allein durch die bekannte linksgewandte Ausbiegung des dorsalen Darmgekröses (Fig. 13) entsteht, oder ob auch andere Factoren hierbei eine Rolle spielen, habe ich nicht untersucht; jedenfalls wird es aber aus der Betrachtung der Modelle unzweifelhaft, dass der laterale (rechte) Rand des (caudalen) Bodens dieser Grube auch die caudale Begrenzung ihrer Eingangsöffnung bildet, wie dies aus der Fig. 12 einigermaassen ersichtlich ist.[1] Man kann also schon beim 80-stündigen Embryo von einem Foramen Winslowii reden, das die oben geschilderten vier Ränder deutlich zeigt, aber noch weit offen ist (Fig. 12).

In der folgenden Zeit verändert es bekanntlich seine Gestalt: es wird nämlich erstens viel schmaler (in dorso-ventraler Richtung) dadurch, dass einerseits die Nebengekrösfalte höher wird und also ihr freier Rand weiter ventralwärts hervorrückt, und andererseits der dorsale Rand des sich nun ausbildenden rechten Leberlappens mehr dorsalwärts hervorspringt (man vergleiche in dieser Beziehung die beiden Querschnitte Fig. 13 vom 80-stündigen und Fig. 14 vom 100-stündigen Embryo); gleichzeitig wird das Loch auch niedriger in cranio-caudaler Richtung, indem die Verwachsung des Randes der Nebengekrösfalte mit der Dorsalfläche der Leber weiter nach caudalwärts vorschreitet; doch wird es für eine Zeit absolut höher als früher, indem der ganze Embryo höher wird. Bei einem 100-stündigen Embryo ist es in eine lange, schmale, spaltförmige Oeffnung verwandelt, die mit dem längsten Durchmesser in cranio-caudaler Richtung steht. Dieselbe ist bei einem 5 bis 6-tägigen Embryo bedeutend niedriger geworden (Modellabbildung Fig. 15 *fW*), und bei einem 7-tägigen Embryo ist die Verwachsung des Randes der Hohlvenenfalte (in Fig 15 mit *hvf* bezeichnet) mit der dorsalen Leberfläche fast ganz bis zur caudalen Begrenzung des Foramen Winslowii vorgedrungen, und das Loch zeigt sich daher als eine ganz kurze, dorso-ventral gerichtete Spalte. Das weitere Schicksal des Loches beim Hühnchen habe ich nicht untersucht; es scheint mir aber ganz unzweifelhaft zu sein, dass das Loch, welches ich hier beschrieben habe, vollständig dem entspricht, das beim Menschen den Namen „Foramen Winslowii“ führt. Somit ist also beim Hühnchen die Oeffnung, durch welche der von Klaatsch (15) als „Bursa hepato-enterica“ bezeichnete Raum mit dem übrigen Coelome communicirt, eine primäre Bildung

[1] Bemerkenswerth ist es aber, dass der Boden der Grube allmählich caudalwärts hinabrückt; beim 80-stündigen Embryo (Modell Fig. 12) liegt er nämlich cranialwärts vom Niveau des primären Ventralligamentes der Leber, während er beim 5—6-tägigen Embryo caudalwärts von diesem Niveau liegt (Modell Figg. 15 und 16); dies rührt, so viel ich sehe, von dem Wachsthum des Duodenum her, wodurch die Leber cranialwärts geschoben wird.

und nicht, wie es Klaatsch für alle Wirbelthiere annimmt, durch eine secundäre Perforation entstanden.

Der Raum, in welchen man durch das Foramen Winslowii hineinkommt, ist bei einem 5 bis 6-tägigen Embryo in zwei, miteinander communicirenden Unterabtheilungen gesondert, nämlich erstens den Vorraum, welcher rechts von der Medianebene liegt und cranialwärts sich in den Recessus anterior sacci omenti fortsetzt, und zweitens den eigentlichen Saccus omenti oder den Saccus omenti majoris, der linkerseits der Medianebene gelegen ist. Diese beiden Abtheilungen sind durch eine sagittal gestellte Leiste, welche sich auf der rechten Fläche des dorsalen Darmgekröses da erhebt, wo dasselbe sich nach links umbiegt, unvollständig voneinander geschieden. Die Leiste beginnt (cranial) etwas cranialwärts vom caudalen Lungenende, wird weiter caudalwärts allmählich höher, die scharfe Kante ventralwärts wendend; geht am Caudalende der oben erwähnten Grube auf den Boden derselben über, hier die scharfe Kante cranialwärts wendend, und verliert sich endlich auf der Dorsalfläche der Leber. Diese Leiste schliesst die Arteria hepatica ein, welche weit cranialwärts von der Aorta entspringt und darauf in caudaler Richtung zur Leber hinabzieht; sie ist deshalb von Toldt (26) als „Plica arteriae hepaticae", Leberarterienfalte, bezeichnet worden. Beim 80-stündigen Embryo sieht man noch kaum eine Spur dieser Falte (in der Fig. 13 bemerkt man doch medialwärts von der rechten Nebengekrösfalte, *rnf*, eine kleine Einkerbung, welche die letztere von der Anlage der Leberarterienfalte scheidet); beim 100-stündigen Embryo (Fig. 14) ist sie dagegen sehr deutlich, und noch deutlicher beim 5 bis 6-tägigen Embryo (Fig. 18); in beiden Figuren ist sie nicht mit Buchstaben bezeichnet, ist aber mit dem darin enthaltenen Leberarterien-Durchschnitte deutlich erkennbar (links neben der Hohlvenenfalte mit der hinteren Hohlvene, *vcp*, in Fig. 14 und links neben dem dorsalen Lebergekröse, *dlg*, in Fig. 18). Auf dem Modelle des 5 bis 6-tägigen Embryo, in welchem die Leber entfernt worden ist (Fig. 16) sieht man die Falte (*laf*) in ihrem ganzen Verlaufe. Sie bildet schon bei diesem Embryo eine ziemlich hohe Schwelle zwischen dem Vorraume und dem eigentlichen Saccus omenti; bei einem 7-tägigen Embryo ist sie aber noch bedeutend höher. Stoss (25) beschreibt eine ähnliche Falte beim Schafe, welche aber eine Vena ventriculo-lienalis enthält; beim Hühnchen habe ich dagegen nur die Arteria hepatica in der erwähnten Falte gefunden, und dies stimmt auch mit Toldt's Befunde beim Menschen überein.

Zum Schlusse werde ich noch versuchen, die obige Darstellung in kurzen Zügen zusammenzufassen.

Wenn der Vorderdarm des Hühnerembryo sich schliesst, entsteht ventral von demselben durch Verschmelzung der beiden Venae omphalo-mesentericae ein in der Medianebene gelegenes, mächtiges, unpaares Gefäss, dessen cranialer Abschnitt zum Herzen wird, während sein caudaler Theil der Meatus venosus ist. Dieses Gefäss liegt selbstverständlich anfangs im ventralen Darmgekröse oder in dem Gekröse, welches den Vorderdarm mit demjenigen Abschnitte der Keimscheibe, der die ventrale Wand der Parietalhöhle bildet, — mit der „provisorischen Praecardialwand" dieser Höhle — verbindet. Sehr bald verschwindet indessen der ventrale, zwischen dem Gefässe und der Keimscheibe ausgespannte Theil dieses Gekröses, so dass die Ventralwand des Gefässes frei wird, während derjenige Theil des Gekröses, welcher zwischen Gefäss und Vorderdarm liegt, nur im Gebiete des Herzens schwindet, aber im Gebiete des Meatus venosus als ein kurzes, sagittal gestelltes, in der Medianebene gelegenes Gekröse zwischen der Dorsalfläche des Meatus und der Ventralfläche des Vorderdarmes bestehen bleibt; dasselbe ist das spätere dorsale Hauptgekröse des Septum transversum. Da das Caudalende des Meatus venosus auf der sattelförmigen, caudalen Wand (auf dem Boden) der Parietalhöhle steht, muss selbstverständlich die Ventralfläche des Meatus hier in die ventrale (provisorische Praecardial-)Wand dieser Höhle umbiegen; die letztere Wand ist aus einer gefässlosen, splanchnischen Mesodermplatte und einer Entodermplatte zusammengesetzt und ist am hinteren Rande des mesodermfreien Proamnion mit der aus einer somatischen Mesodermplatte und einer Ektodermplatte aufgebauten Vorder- (Cranial-) Wand der Parietalhöhle verbunden. Am cranialen Ende ist der Meatus venosus da, wo er in das Herz sich fortsetzt, jederseits mit der seitlichen Leibeswand durch das Mesocardium laterale (dextrum und sinistrum) verbunden; diese Verbindung, welche dazu dient, das Blut des Ductus Cuvieri in den Meatus überzuführen, ist schon früh entstanden, noch ehe die beiden Venae omphalo-mesentericae sich zum Meatus venosus vereinigt haben. In die Wand des Meatus wachsen die beiden Lebergänge hinein und breiten sich mit ihren Verzweigungen in derselben aus; dadurch wird der Meatus in ein massiges Organ verwandelt, welches ich mittlere Masse des Septum transversum nenne; der craniale, zwischen den beiden Mesocardia lateralia liegende Theil derselben wird zum Sinus venosus, der allmählich in das Herz aufgenommen wird; der grössere caudale Theil der mittleren Masse wird zur Leberanlage. Indem nun die provisorische Praecardialwand der Parietalhöhle in die vordere Darmpforte hineingezogen wird, wird sie zum Boden dieser Höhle, welcher das Caudalende der Leberanlage mit der nun zur definitiven Ventralwand der Parietalhöhle gewordenen cranialen Wand derselben verbindet. Wenn sich darauf die vordere Darmpforte von cranial-

nach caudalwärts schliesst, entsteht ein sagittal gestelltes Gekröse zwischen Darm und Keimscheibe; die cranialste Partie desselben ist identisch mit dem eben beschriebenen, aus der früheren provisorischen Praecardialwand der Parietalhöhle hervorgegangenen, Boden dieser Höhle. Das Gekröse verschwindet bald, nur der erwähnte craniale Abschnitt desselben, welcher Leberanlage und ventrale Leibeswand verbindet, bleibt als primäres Ventralligament der Leber bestehen. Zwischen diesem und dem Mesocardium laterale entsteht jederseits auf der Innenfläche der seitlichen und ventralen Leibeswand, längs einer schräg von cranial und dorsal nach caudal und ventral verlaufenden Linie, eine Leiste, deren Firste allmählich mit der Seitenfläche der mittleren Masse verwächst; dieselbe bezeichne ich als seitliche Schlussfalte des Septum transversum. Wenn die rechte und linke Schlussfalte in ihrer ganzen Länge mit der mittleren Masse verwachsen sind, ist das Septum transversum als fertiggebildet zu betrachten, indem der ventrale Theil der Parietalhöhle, der zur Pericardialhöhle wird, dann caudalwärts vollständig gegen die Rumpfhöhle geschlossen ist. Indessen hat aber schon das Septum transversum angefangen, sich in seine einzelnen Bestandtheile aufzulösen.

Neben dem dorsalen Hauptgekröse des Septum transversum entwickelt sich später auf jeder Seite ein ebenfalls sagittal gestelltes Nebengekröse, wodurch zwischen letzterem und dem Vorderdarme jederseits ein Raum abgegrenzt wird, welcher nur caudalwärts offen ist und sich hier in das übrige Coelom öffnet; der linke Raum ist bedeutend kürzer in craniocaudaler Ausstreckung als der rechte. In den beiden Nebengekrösen wachsen die primären Bronchi hinein, und das rechte dient ferner zur Ueberführung der hinteren Hohlvene zum Sinus venosus.

Bei den Säugethieren ist die Entwickelung des Septum transversum viel schwerer zu verstehen; es scheint mir aber berechtigt anzunehmen, dass sie in gleicher Weise wie beim Hühnchen vor sich geht. Ein wesentlicher Unterschied besteht darin, dass sich bei den Säugethieren kein Meatus venosus bildet, sondern dass die Venae omphalo-mesentericae unverschmolzen bleiben bis zur Einmündung in den Sinus venosus, ferner darin, dass die Oeffnungen, welche ventral von den beiden Mesocardia lateralia von der Parietalhöhle in die Rumpfhöhle hinabführen, sehr eng sind.

Litteraturverzeichniss.

1. Balfour, F., *Handbuch der vergleichenden Embryologie.* Uebersetzt von B. Vetter. 1881. Bd. II.

2. Bonnet, R., *Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugethiere.* 1891.

3. Born, G., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Säugethierherzens. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1889. Bd. XXXIII.

4. Brachet, A., Recherches sur le développement de la cavité hepatoenterique de l'Axolotl et de l'arrière cavité du péritoine chez les mammifères (Lapin). *Archives de biologie.* 1895. T. XIII.

5. Cadiat, M., Du développement de la portion céphalo-thoracique de l'embryon. *Journal de l'anatomie et de la physiologie.* 1878. T. XIV.

6. Duval, M., *Atlas d'embryologie.* 1889.

7. Hammar, J., Einige Plattenmodelle zur Beleuchtung der früheren embryonalen Leberentwickelung. *Dies Archiv.* Anat. Abthlg. 1893.

8. His, W., *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung.* 1874.

9. Derselbe, *Anatomie menschlicher Embryonen.* 1880. Bd. I.

10. Derselbe, Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen. *Dies Archiv.* Anat. Abthlg. 1881.

11. Derselbe, *Anatomie menschlicher Embryonen.* 1885. Bd. III.

12. Hochstetter, F., Ueber das Gekröse der hinteren Hohlvene. *Anatomischer Anzeiger.* 1888. Bd. III.

13. Derselbe, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. I. Hühnchen. *Morphologisches Jahrbuch.* 1888. Bd. XIII.

14. Derselbe, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. II. Reptilien. *Ebenda.* 1892. Bd. XIX.

15. Klaatsch, H., Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmcanal der Wirbelthiere. *Ebenda.* 1892. Bd. XVIII.

16. Kölliker, A., *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.* 1879. 2. Aufl.

17. Lockwood, C., The early development of the pericardium, diaphragm, and great veins. *Proceedings of the royal society of London.* 1887. T. XLIII.

18. Derselbe, Abstract of lectures on the development of the organs of circulation and respiration, including the pericardium, diaphragm and great veins. *British medical journal.* 1888. April 7.

19. Lockwood, C., The early development of the pericardium, diaphragm, and great veins. *Philosophical transactions of the royal society of London.* 1888. T. CLXXIX.

20. Mall, P., Development of the lesser peritoneal Cavity in Birds and Mammals. *Journal of Morphology.* 1891. T. V.

21. Mathes, P., Zur Morphologie der Mesenterialbildungen bei Amphibien. *Morphologisches Jahrbuch.* 1895. Bd. XXIII.

22. Ravn, E., Ueber die mesodermfreie Stelle in der Keimscheibe des Hühnerembryos. *Dies Archiv.* Anat. Abthlg. 1886.

23. Derselbe, Ueber die Bildung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle in Säugethierembryonen. *Ebenda.* 1889.

24. Derselbe, Ueber das Proamnion, besonders bei der Maus. *Ebenda.* 1895.

25. Stoss, A., Untersuchungen über die Entwickelung der Verdauungsorgane vorgenommen an Schafembryonen. *Inaugural-Dissertation.* Erlangen 1892.

26. Toldt, C., Ueber die maassgebenden Gesichtspunkte in der Anatomie des Bauchfelles und der Gekröse. *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften.* Mathem.-naturw. Classe. Wien 1893. Bd. LX.

27. Uskow, N., Ueber die Entwickelung des Zwerchfells, des Pericardiums und des Coeloms. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1883. Bd. XXII.

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. VIII.)

Gemeinsame Buchstabenbezeichnung.

a = Amnion.
ao = Aorta.
clg = cranialer (dorsaler) Lebergang.
cw = craniale (vordere) Wand der Parietalhöhle.
d = Darm (hierunter auch Magen und Oesophagus inbegriffen).
dC = Ductus Cuvieri.
dlg = dorsales Lebergekröse.
eec = extraembryonales Coelom.
fW = Foramen Winslowii.
hvf = Hohlvenenfalte (caudaler Theil der rechten Nebengekrösfalte).
k = Keimscheibe.
l = Lunge, Lungenflügel.
laf = Leberarterienfalte.
lb = Leberanlage.
lnf = linke Nebengekrösfalte.
lp = Ligamentum pulmonale.
lpa = Ligamentum pulmonale accessorium.
mv = Meatus venosus.
p = Proamnion.
ph = Parietalhöhle.
pvl = primäres Ventralligament der Leber.
pw = provisorische Praecardialwand der Parietalhöhle.
rnf = rechte Nebengekrösfalte.
sv = Sinus venosus.
vcp = Vena cava posterior.
vd = vordere Darmpforte.
vom = Vena omphalo-mesenterica.
vu = Vena umbilicalis.
vva = Vena vitellina anterior.
z = hinterer Rand des Proamnion oder Zusammenstosslinie der provisorischen Praecardialwand und der cranialen Wand der Parietalhöhle.

Fig. 1. Cranialer Theil eines 29 Stunden gebrüteten Hühnerembryo, von der Ventralseite gesehen; nur in Contouren wiedergegeben. Die Linie x berührt den cranialsten Punkt der vorderen Darmpforte, die Linie y berührt das caudalste Ende der gefässlosen provisorischen Praecardialwand der Parietalhöhle, die Linie z bezeichnet die Zusammenstossstelle der letzteren Wand mit der cranialen Parietalhöhlenwand, oder den caudalen Rand des Proamnion.

Fig. 2. Querschnitt eines 29-stündigen Embryo etwas cranialwärts von der Linie x in Fig. 1, also durch den unpaaren Theil der Parietalhöhle.

Fig. 3. Querschnitt eines 29-stündigen Embryo zwischen den Linien x und y der Fig. 1, also durch die beiden hinteren Ausläufer der Parietalhöhle.

Fig. 4. Querschnitt eines 29-stündigen Embryo, entsprechend der Linie y in Fig. 1, also gerade da, wo die Parietalhöhle in die Rumpfhöhle übergeht.

Fig. 5. Medianer Längs- (Sagittal-) Schnitt eines ungefähr 31-stündigen Embryo.

Fig. 6. Modell der Gefässe in der Umgebung der Mesocardia lateralia bei einem 41-stündigen Embryo, von der Dorsalseite gesehen. Die von der lateralen Seite der Vena vitellina anterior und des caudalen Stückes der Vena omphalo-mesenterica abgehenden Zweige (welche das laterale Venennetz bilden, vergl. Fig. 1) sind nicht mitgezeichnet.

Fig. 7. Modell derselben Gefässe bei einem 48-stündigen Embryo, von der ventralen (und ein wenig von der linken) Seite gesehen.

Fig. 8. Modell derselben Gefässe bei einem 52-stündigen Embryo, in derselben Ansicht wie Fig. 7.

Fig. 9. Modell eines Theiles eines 60-stündigen Embryo. Es ist eine dicke Scheibe des Embryonalkörpers, die zwischen zwei Querschnitten liegt, von welchen der craniale etwas cranial von der Stelle, wo die primären Bronchi abgehen sollen, und der caudale etwas caudal von der vorderen Darmpforte liegt; sie wird von der rechten Seite gesehen. Die seitlichen Leibeswände sind weggeschnitten, so dass man in das Coelom hineinsieht; gleichzeitig sind selbstverständlich auch die Mesocardia lateralia, von welchen man nur das rechte sieht, übergeschnitten worden. Das Herz ist entfernt worden ungefähr da, wo der Meatus venosus in dasselbe übergeht; ein Theil der Keimscheibe (k) mit der provisorischen Praecardialwand der Parietalhöhle (pw) ist beibehalten. Von dem Rücken des Embryo ist der grösste Theil mittelst eines Frontalschnittes und zwei Sagittalschnitten entfernt worden.

Fig. 10. Schematische Skizze einer ähnlichen dicken Scheibe eines 60-stündigen Embryo, nur etwas weiter cranialwärts reichend als das in Fig. 9 abgebildete Modell; das zugehörige Stück der Keimscheibe (k) ist beibehalten und als durchsichtig dargestellt; ferner sind die seitlichen Leibeswände nicht entfernt worden. Das Herz ist, wie in Fig. 9, weggeschnitten.

Fig. 10-bis. Schematische Skizze einer ähnlichen dicken Scheibe eines etwas älteren Embryo, in welchem die provisorische Praecardialwand der Parietalhöhle (pw) in die vordere Darmpforte eingezogen, und das Proamnion (p) zu einem Streifen verschmälert ist.

Fig. 11. Querschnitt eines 60-stündigen Embryo, ungefähr entsprechend dem zu p in Fig. 10 gehörenden Verweisungsstriche. In dem vom Proamnion (p), Amnion (a) und cranialer Wand der Parietalhöhle (cw) umschlossenen Raum findet sich die Spitze des ventralwärts gebogenen Kopfes; der Querschnitt derselben ist hier weggelassen.

Fig. 12. Modell desselben Theiles eines 80-stündigen Embryo, wie Fig. 9 von einem 60-stündigen darstellt; vom Rücken ist aber nichts weggeschnitten. Auch hier sind die seitlichen Leibeswände weggeschnitten, das Mesocardium laterale übergeschnitten und das Herz entfernt ungefähr am Uebergange in den Sinus venosus (*sv*).

Fig. 13. Querschnitt eines 80-stündigen Embryo ungefähr in der Höhe des Verweisungsstriches zu *rnf* in Fig. 12.

Fig. 14. Querschnitt eines ungefähr 100-stündigen Embryo. Der Schnitt geht durch das Foramen Winslowii, etwas caudal vom Caudalende der beiden Lungen und ein wenig cranial vom Caudalende des ventralen Abschnittes der Parietalhöhle oder vom primären Ventralligamente der Leber.

Fig. 15. Modell ungefähr desselben Theiles eines fünf- bis sechstägigen Embryo, wie die Figg. 9 und 12 von den jüngeren Embryonen, und in derselben Ansicht. Die seitlichen Leibeswände sind entfernt, das Mesocardium laterale und seine caudale Fortsetzung, die seitliche Schlussfalte des Septum transversum, übergeschnitten. Gleichfalls ist auch das primäre Ventralligament der Leber (*pvl*) mit seiner caudalen Fortsetzung, dem durch die Schliessung der vorderen Darmpforte entstandenen ventralen Darmgekröse, übergeschnitten. Der Rücken weggeschnitten wie in Fig. 9.

Fig. 16. Dasselbe Modell nach Entfernung der Leber, etwas mehr von der ventralen Seite gesehen.

Fig. 17. Querschnitt eines fünf- bis sechstägigen Embryo, ungefähr entsprechend dem Verweisungsstriche zu *lb* in Fig. 15.

Fig. 18. Querschnitt eines fünf- bis sechstägigen Embryo durch das primäre Ventralligament der Leber (*pvl*), ein wenig weiter caudalwärts liegend als der Verweisungsstrich zu *pvl* in Fig. 15.

Allgemeine Betrachtungen über die Morphologie der Nervenzelle.[1]

Von

S. Ramon y Cajal.

1. Die Morphologie der Nervenzelle ist unabhängig von deren Volumen und physiologischen Charakter (sensiblen, motorischen, sensorischen, sympathischen etc.), von der Richtung und Lage der Gefässe, und mit gewissen Einschränkungen von der äusseren Configuration der nervösen Organe.

2. Angenommen, dass, wie die neuesten Forschungen von Kölliker, van Gehuchten, Retzius, von Lenhossék u. A. lehren, die Protoplasmafortsätze sich mit den Nervenendfibrillen in Contact setzen, so erscheint es nicht sonderbar, dass die Morphologie der Nervenzellen zum grossen Theil der Zahl und Lage der Nervenfasern, mit welchen sie Contiguitätsverbindungen unterhalten müssen, untergeordnet ist.

3. In der Thierscala repräsentiren die Formen der Nervenzellen eine Serie von Entwickelungsstufen, welche den Phasen entsprechen, die der Neuroblast von His in der Ontogenie der Säugethiere durchläuft. Hier wird, wie bei anderen Organgeweben, die Ontogenie mit einigen Varianten ein Résumé der Phylogenie.

Folgendes sind die ontogenetischen Entwickelungsphasen nebst den entsprechenden phylogenetischen Abstufungen:

Erste Phase: Neuroblast von His. — Derselbe ist eine birnförmige Zelle von glatter Oberfläche und mit einem einzigen Fortsatz, dem Achsencylinder, versehen, welcher innerhalb oder ausserhalb der Nervencentren mittelst einer mehr oder weniger ausgedehnten freien Verzweigung endet. Diese primordiale Form findet sich, wie die Forschungen von Retzius und

[1] Vom Verfasser durch Anmerkungen ergänzter Bericht für den internationalen medicinischen Congress zu Rom.

Lenhossék nachgewiesen haben, ihre Repräsentanten in den Ganglien der wirbellosen Thiere.

Zweite Phase: Der Neuroblast erfährt eine Modification, indem er zwei Arten von Fortsätzen aussendet, den Achsencylinder und einige Protoplasmafortsätze, die im Allgemeinen aus dem Anfangsstück von jenem hervorspriessen. Diese Phase bildet mit einigen Varianten die bleibende Form zahlreicher Nervenzellen der Medulla und des Gehirns der Fische und der Batrachier; sie charakterisirt sich hauptsächlich durch das Fehlen basaler und lateraler Protoplasmafortsätze des Zellkörpers. Der functionelle Fortsatz verjüngt sich indem er im Allgemeinen aus dem Protoplasma entspringt und er gleicht einem differencirten Protoplasma-Ast.

Dritte Phase: Von dem inneren Rande des Neuroblasts, sowie von seinen seitlichen Partien entspringen neue Protoplasmafortsätze, welche sich wiederholt ramificiren. Die Nervenzelle nimmt infolge dessen eine stern- oder pyramidenförmige Gestalt an. Diesem morphologischen Typus, welcher die letzte ontogenetische Etappe des Neuroblasts repräsentirt, entspricht der grösste Theil der Nervenzellen des Gehirns und der Medulla der Vögel und Säugethiere.[1]

Nicht alle nervösen Elemente der Säugethiere haben die verschiedenen Phasen dieser Entwickelung durchlaufen. Neben Zellen, welche am Ende der morphologischen Differencirung angelangt sind, finden sich manche, welche weiter zurückgelegenen ontogenetischen Stadien entsprechen; dieses sind: die Spongioblasten der Retina, die Körner des Bulbus olfactorius, die specifischen Zellen der ersten Hirnrindenschicht, bei welchen noch keine

---

[1] Aus dem Gesagten geht hervor, dass während der ontogenetischen Entwickelung zunächst die directen oder Hauptbahnen (Achsencylinder nebst ihren freien Verzweigungen) und erst später die Collateralbahnen oder indirecten auftreten. Die Differencirung der physiologischen Species der Neurone geht in einer Reihenfolge vor sich, die wahrscheinlich derjenigen der phylogenetischen Entwickelung parallel ist: zuerst bilden sich die motorischen und sensiblen Apparate (Zellen des Vorderhorns und bipolare Zellen des Rückenmarks mit ihren directen Bahnen); später differencirt sich der Associationsapparat (Zellen der Stränge der Medulla und des Gehirns) und von allen Associationssystemen ist das Gehirn, in phylogenetischem Sinne, das jüngste, auch dasjenige, welches zuletzt erscheint. Eine solche musste auch die Entwickelungsfolge der centralen Nervenapparate in der phylogenetischen Reihe sein: die niedrigsten, mit einem besonderen Nervensystem begabten, wirbellosen Thiere, konnten nur sensible und motorische Bahnen besitzen, welche durch Achsencylinder direct untereinander verbunden waren; später dürften die Collateralfortsätze entspriessen und die Associationsbahnen auftreten (Zellen, ähnlich den schon erwähnten Strangzellen der Medulla), vermöge deren eine einzige Empfindung bereits die coordinirte Thätigkeit einer grossen Zahl von motorischen Nervenzellen erzeugen kann. Die Auswahl und die Erblichkeit verschärfen und conserviren eine Disposition, welche sich für das Thier förderlich erwies.

Differencirung in Protoplasmafortsätze und Achsencylinder stattgefunden hat. Wir wollen auch die Purkinje'schen Zellen des Kleinhirns und die Körner der Fascia dentata erwähnen, bei welchen die basalen Protoplasmafortsätze noch nicht hervorgetreten sind.

Es ist zu bemerken, dass die höheren Wirbelthiere ebenfalls Nervenelemente besitzen, die die morphologische Entwickelung nicht zu Ende führen. Diese Zellen gehören den sensiblen und sensorischen Apparaten an (bipolare Olfactorius- und acustische Zellen, monopolare Zellen der Spinalganglien etc.), und alle diese sind charakterisirt durch die Aussendung eines peripheren Fortsatzes, der zur Aussenwelt in Beziehung tritt und die Sinneserregungen derselben aufnimmt, und eines centralen Fortsatzes, welcher in die Nervencentren eintretend, den Zellen der letzteren die empfangene Erregung mittheilt.

Im Allgemeinen kann man behaupten, dass die Veränderungen, welche die sensiblen und sensorischen Organe in der Scala der Vertebraten durchmachen, sich nur auf die Vermehrung der Zahl oder auf den Lagewechsel der Nervenzellen beziehen. Der Grad der morphologischen und sogar der protoplasmatischen Differencirung bleibt invariabel vom Fisch bis zum Menschen.

Hingegen ist das Vorderhirn von allen nervösen Organen dasjenige, dessen Zellen auf der Bahn der morphologischen Differencirung am weitesten fortgeschritten erscheinen. Je mehr man in der Scala der Vertebraten aufsteigt, desto häufiger wird die Pyramidenzelle der Rinde, in desto zahlreicheren Schichten ordnet sie sich an, und die Zahl und Länge ihrer Protoplasmafortsätze und Nervencollateralen nimmt progressiv zu. Es existirt daher ein Nervenapparat, der sensorische und sensible (die peripheren Ganglien), welcher, nur an Ausdehnung zunehmend, seine Entwickelung, soweit sie auf Differencirung der Zellen beruht, beendet hat,[1] und ein anderer Nervenapparat, der cerebrale, welcher fortfährt, in der Thierreihe sich zu entwickeln, sowohl bezüglich der Ausdehnung und Zahl seiner Zellen, als auch der morphologischen Differencirung der letzteren.

Eine Mittelstellung zwischen den keiner weiteren Vervollkommnung fähigen Organen wie den sensorisch-sensiblen Ganglien, und den wesentlich

[1] Unter diesem Gesichtspunkt, d. h. wenn man den Fortschritt in Zahl und Ausdehnung in's Auge fasst, ist der Mensch weit davon entfernt, das letzte Glied in der Kette der Entwickelung zu sein. Fast alle die grossen Säugethiere (Elephant, Rind u. s. w.) besitzen in ihren sensiblen Ganglien, in der Retina und dem Bulbus olfactorius, im Rückenmark, in der Medulla oblongata und den Centralganglien des Gehirns eine viel beträchtlichere Zahl von Nervenzellen.

in der Entwickelung fortschreitenden, wie der Grosshirnrinde, nehmen die Medulla spinalis, oblongata und das Kleinhirn ein, Organe, welche, je höher in der Thierscala, umso mehr, und zwar mehr an Ausdehnung als an Differencirung zunehmen.

Wir bemerken nebenbei, dass wir unter Entwickelung der Zellen zwar nicht jede Vermehrung der Zahl der aus dem Protoplasmakörper entspringenden Fortsätze verstehen, noch unter Rückschritt jede Verringerung der Zahl derselben. Eine Zelle gewinnt eine höhere morphologische Differencirung, wenn aus ihrem Körper oder ihrem Protoplasmaschaft neue Fortsätze hervorgehen, welche durch ihre Lage und Richtung eine Verbindung mit einer grösseren Gruppe von Zellen gestatten. Es geht daraus hervor, dass die Bipolarität oder Monopolarität der spinalen Ganglienzellen weder einen Fortschritt, noch einen Rückschritt bedeutet, vorausgesetzt, dass, mögen die beiden Fortsätze aus dem Zellkörper oder einem gemeinsamen Anfangsstück hervorgehen, schliesslich der Verlauf, die Endverzweigung oder die Verbindungen dieser Nervenfasern sich in nichts ändert. Die Monopolarität der sensiblen Zellen bei den höheren Vertebraten repräsentirt vielleicht bloss eine örtliche Anpassung, sei es zum Zweck der Raumersparniss oder der Verbesserung der Ernährungsbedingungen. In gleicher Weise setzt die Multipolarität einiger Spongioblasten der Retina keineswegs eine Superiorität gegenüber den monopolaren Spongioblasten voraus, sondern eine blosse Ersparniss an Protoplasma, da es klar ist, dass, wenn die multipolaren Spongioblasten sich in der ersten Schicht der inneren moleculären Schicht verzweigen müssen, die Existenz eines Anfangsschaftes, welcher die Endverzweigung trüge, eine gänzlich überflüssige Sache gewesen wäre.

Wie bereits erwähnt, *vollzieht sich der Fortschritt einer Zelle innerhalb der phylogenetischen Reihe unter dem Auftreten neuer Protoplasmafortsätze, deren Richtung und Lage eine solche ist, dass sie die Entstehung neuer intercellulärer Associationen* gestattet. So haben die Pyramidenzellen des Gehirns der Batrachier keine basalen oder absteigenden Fortsätze, und sie senden ausschliesslich ein nach der Peripherie zu gewandtes Protoplasmabüschel aus; bei den Reptilien beginnen bereits die basalen Fortsätze sich zu entwickeln, indem sich zugleich ein radiärer Fortsatz bildet; und bei den Säugethieren erreichen schliesslich die basalen und lateralen Fortsätze ihre grösste Entwickelung. Eine gleiche, wenn auch weniger deutlich ausgeprägte Abstufung zeigen die sogenannten Mitrazellen des Bulbus olfactorius. Bei den Fischen besitzen diese Zellen nicht mehr Fortsätze, als die zur Verbindung mit den Olfactoriusfasern bestimmten, während bei den Säugethieren ausser diesen noch andere auftreten, welche mitten in der grauen Substanz,

ohne mit den Glomeruli sich zu verbinden, frei endigen. Ein anderes Beispiel sind auch die Körner des Bulbus olfactorius, welche bei Fischen, Batrachiern und Reptilien basale Fortsätze entbehren, während diese bei den Säugethieren eine constante Erscheinung sind.

4. Die Differencirung des Axencylinders ist um so schärfer, je höher in der Thierreihe sich das betreffende Thier befindet. Bei den Fischen, Batrachiern und Reptilien giebt es Zellen, bei welchen sich die Portoplasmafortsätze von dem Nervenfortsatz schwer unterscheiden lassen.

5. Die Zahl, Ausdehnung und secundären und tertiären Verzweigungen der Axencylinder der Pyramidenzellen des Gehirns wachsen entsprechend dem Aufsteigen von den Batrachiern zu den Säugethieren.

6. Die Grösse der Nervenzellen richtet sich nicht nach der Länge des Axencylinders noch nach der Ausdehnung des Protoplasmafortsatzes noch nach der physiologischen Bedeutung der letzteren beiden; wahrscheinlicher ist es, dass das Volumen des Zellkörpers dem Kaliber des Axencylinders entspricht und vor allem der Zahl und Stärke der Collateral- und Endverzweigungen desselben; die Golgi'schen Zellen des Kleinhirns zum Beispiel, sowie die grossen horizontalen Zellen der Retina und die motorischen Zellen des Vorderhorns bieten eine reichhaltige Nervenverzweigung, die mit einer beträchtlichen Gruppe von Zellen in Verbindung steht, während die Körner des Kleinhirns — sehr kleine Nervenzellen — eine ganz spärliche, nur aus zwei Aestchen (Parallelfibrillen der Molecularschicht) bestehende Nervenendverzweigung besitzen. Erwähnenswerth sind wegen ihrer geringen Nervenverzweigung auch folgende kleine Zellen: die Körner der Fascia dentata, die bipolaren Zellen des Olfactorius, die kleinen Zellen des Lobus opticus der Batrachier und Reptilien u. s. w. Kurz, die Grösse einer Nervenzelle ist wahrscheinlich proportional der Zahl von Zellen, zu welchen ihre End- und Collateralverzweigung in Beziehung tritt.

7. Der Reichthum und die Länge der Protoplasmafortsätze scheinen von der Zahl der Nervenendfibrillen abzuhängen, mit welchen jede Zelle Contactverbindungen unterhält. Die Spongioblasten der Retina und die monopolaren Zellen der Medulla z. B., welche durch das Fehlen von Protoplasmafortsätzen charakterisirt sind, treten nur mit einer Art von Nervenfasern in Verbindung. Die Zellen der Medulla spinalis des Kleinhirns und Grosshirns dagegen, welche reich an Protoplasmafortsätzen sind, stehen mit zahlreichen Nervenfibrillen im Zusammenhang.

8. Die radiäre Verlängerung der Gehirnnervenzellen und die Differencirung der Protoplasmafortsätze in basale, laterale, in Collateralen des Anfangsstücks und in Endbüschel dienen anscheinend der Verbindung mit

Nervenfibrillen verschiedenen Ursprungs, welche gewöhnlich in verschiedenen Schichten der grauen Substanz liegen.[1])

9. Die Communication zwischen den Protoplasmafortsätzen oder dem Zellkörper einerseits und den Nervenendästchen andererseits findet mittelst Contact oder Contiguität, niemals mittelst Substanz-Continuität, statt. Dieser Contact scheint kein directer zu sein; wahrscheinlich existirt in der Art, wie man dies an den motorischen Endplatten sieht, eine intermediäre Leitungssubstanz, vermöge deren etwas entfernte Nervenverzweigungen ihre Thätigkeit auf die Zelle fortpflanzen können. Dieses findet z. B. bei den Endkörben statt, welche die Purkinje'schen Zellkörper umgeben; hier liegen einige Nervenverzweigungen in gewisser Entfernung von der Protoplasmaoberfläche; manche dieser Verzweigungen legt sich an den Ursprung des Axencylinders, den er eine Strecke weit begleitet, was nebenbei gesagt, beweist, dass das verdickte Anfangsstück der Nervenfortsätze hinsichtlich des Effects der Uebertragung der Nervenströme die gleiche Bedeutung hat, wie der Zellkörper oder der Protoplasmafortsatz.

10. Die Grösse der Nervenzellen nimmt entsprechend dem Absteigen in der Wirbel-Thierreihe ab. Diese Verkleinerung ist nicht genau proportional der Grösse des Thieres, noch hält sie gleichen Schritt mit dem Grade der Einfachheit der Protoplasmaverzweigung; doch ist sie deutlich genug ausgeprägt, um innerhalb bestimmter Grenzen mittelst einer gleichmässigen Verkleinerung von Zellen und Fasern, die Reduction der ganzen Cerebrospinalaxe zu compensiren. Infolge dieser relativen Compensirung ist das Gehirn der niederen Wirbelthiere weit davon entfernt, so einfach und schematisch zu sein, wie es seine Kleinheit auf den ersten Anblick voraussetzen lässt. Dadurch erklärt es sich, warum trotz der verschiedenen Grösse der Gehirne des Kaninchens, Meerschweinchens und der Maus der Unterschied in der Intelligenz dieser Thiere fast Null ist.

11. Die Zahl der Ganglienzellen des Gehirns und der Medulla steht in Verbindung mit der Menge der Muskel- Drüsen- und sympathischen Elemente, auf welche jene ihren Einfluss ausüben müssen, sowie mit der

[1] Eine wichtige Thatsache ist auch die, dass jeder protoplasmaarme Zellkörper pericellulärer Nervenverzweigungen entbehrt. Vortreffliche Beispiele hierfür sind: die Körner des Bulbus olfactorius, die bipolaren Zellen der Retina und die Körner oder Zellkörper der Sehzellen (Körner der Stäbchen). Man ersieht daraus, dass, wenn der Zellkörper die Möglichkeit haben soll, Nervenströme aufzunehmen, die Existenz einer genügend dicken, perinucleären Protoplasmarinde nothwendig ist. Im Allgemeinen finden sich die erwähnten Zellen umgeben von Schichten oder Fortsätzen von Epithel- oder Neurogliazellen. Diese Thatsache macht die Annahme noch wahrscheinlicher, dass das Protoplasma des Zellkörpers die Aufnahme der Nervenströme zu besorgen hat.

Ausdehnung der epithelialen Oberflächen, von welchen sie durch Vermittlung der sensiblen und sensorischen Nerven Ströme empfangen. Unter den Thieren von gleicher Intelligenz, aber verschiedener Grösse, wird das grössere, d. h. dasjenige, welches die grössere Zahl von Muskel- und Epithelzellen besitzt, eine grössere Menge von Nervenzellen besitzen, oder der Regel entsprechend, grösseres Volumen und Gewicht der grauen Substanz.

Ebenso ist es klar, dass der grösseren Haut-, Olfactorius oder Retinaoberfläche eine grössere Zahl sensibler und sensorischer Zellen entspricht, sowie ein grösseres Contingent centraler, zur Aufnahme und Aufbewahrung der centripetalen Erregungen bestimmter Zellen. Dieser selbe Reichthum an centralen, sensiblen und sensorischen Zellen erfordert eine entsprechend stärkere Pyramidenbahn und eine grössere Zahl motorischer Zellen. Die enorme Entwickelung der Lobi optici bei den Reptilien und Vögeln sowie der Bulbi olfactorii beim Hunde ist die Folge des Reichthums der Retina an Ganglienzellen und der bedeutenden Zahl bipolarer Zellen der Olfactoriusschleimhaut. Diese Correlation zwischen der Zahl sensibler und sensorischer Zellen und derjenigen receptiver Zellen der grauen Substanz erklärt eine sonderbare wohlbekannte Thatsache, nämlich, dass innerhalb derselben Thierspecies die eine grosse Statur und daher ein voluminöses Gehirn besitzenden Thiere nicht immer die intelligentesten sind; denn der Reichthum derselben an grauer Substanz beruht auf den psychomotorischen, sowie auf den die sensiblen und sensorischen Ströme aufnehmenden Zellen, und es bleibt nur eine relativ eng begrenzte Portion der Rindensubstanz übrig, um die Associationszellen zu beherbergen, welche wahrscheinlich das anatomische Substrat der höchsten Thätigkeiten des Gehirns bilden.

Es lässt sich auch annehmen — und diese Hypothese ist sehr wahrscheinlich —, dass in zwei ganz gleichen menschlichen Gehirnen der Reichthum der Nervencollateralen und der Protoplasmafortsätze der Associationszellen wichtige Unterschiede bedingt. Daraus liesse sich die wohlbekannte Thatsache der Intelligenzverschiedenheit bei Gehirnen von gleichem Gewicht und Volumen, sowie auch das Vorkommen beträchtlicher geistiger Fähigkeiten bei Gehirnen von mittlerer Grösse oder bei solchen unter normaler Durchschnittsgrösse erklären.

12. Vorausgesetzt, dass, wie die Histogenie uns lehrt, während der embryonalen Epoche und in den ersten Jahren des extrauterinen Lebens sowohl die Protoplasmafortsätze, als die Collateralen sich verzweigen, an Ausdehnung zunehmen und sich compliciren, halten wir es für sehr wahrscheinlich, dass die fortgesetzte geistige Thätigkeit das Wachsthum der Protoplasmafortsätze und Nervencollateralen in ihrer Entwickelung fördert. und das Associations-System zwischen den Zellen einer bestimmten Gehirnregion erweitert.

Der Mechanismus dieses Wachsthums ist vielleicht derselbe wie bei der Hypertrophie der Muskeln. Unter dem Einfluss gespannter und über eine Reihe von Ideen und Empfindungen sich andauernd erstreckender Aufmerksamkeit dürfte das entsprechende Gehirngebiet der Sitz einer physiologischen Hyperämie sein und das Nervenprotoplasma vermöge einer gesteigerten Assimilation an Masse zunehmen. Von der Zeit ab, da die Nervenzellen die Fähigkeit, sich zu vervielfältigen, verloren haben, dürfte sich die Hypertrophie ausschliesslich durch Ausdehnung der Zellfortsätze oder vielleicht durch Aussprossen neuer vollziehen.

Die neugebildeten Fortsätze dürften in der gleichen Richtung wie die dominirenden Nervenströme verlaufen oder in derjenigen Richtung, in welcher die noch unvollkommene Zellenassociation der Gegenstand wiederholter Erregungen von Seiten des Willens ist.[1] Dass die Aufmerksamkeit

---

[1] Dieser Gedanke, dass vermöge der geistigen Arbeit das System intercorticaler Verbindungen sich modificiren kann, legt uns einige Vermuthungen nahe, welche vielleicht über die Verschiedenheit von Temperamenten und über viele Anomalien des Denkens Licht verbreiten. Während der Epoche der Entwickelung und unter dem zusammenwirkenden Einfluss der Lehrer, Eltern, der Lectüre und der sonstigen Agentien der moralischen Umgebung entfalten sich in dem Gehirn, Typen und Arten cellulärer Association, welche für jedes Kind verschieden sind und von welchen im Laufe der Zeit der Charakter und die geistigen Fähigkeiten des Erwachsenen abhängig sind.

Wenn die Lehren der Eltern und Erzieher Vorurtheilen, Fanatismen und wissenschaftlichen, religiösen, moralischen Verirrungen das Feld räumen, so entwickeln sich in dem jugendlichen Gehirn exclusive und anormale Verbindungen zwischen bestimmten Zellgruppen und das psychologische Resultat wird vielleicht Frühreife, Geringschätzung der Wissenschaft, Leichtgläubigkeit, Aberglaube und andere schwer ausrottbare geistige Abnormitäten sein. Eine auf positive Ideen, auf gesunde und edle Gefühle, auf feststehende Ansichten der Wissenschaft und der Gesellschaft sich stützende Erziehung wird die physiologischen Associationen des Gehirns fördern und vervollkommnen und das Resultat wird ein Mensch von gesundem Urtheil, frei von Vorurtheilen sein und hervorragend geeignet, Wissenschaft und Kunst zu pflegen.

Dank den Mängeln unserer Jugenderziehung dürften diejenigen Gehirne selten sein, deren Zellenarchitectur nicht etwas gelitten hat und bei denen neben den natürlichen Associationen sich nicht einige fehlerhafte Verbindungen etablirt haben. Auch bei höher Begabten findet man häufig Sectengeist, Parteilichkeit und Ueberschätzung der eigenen Verdienste. Indessen, wo man am deutlichsten die Folgen einer mangelhaften und exclusiven Erziehung bemerkt, das ist bei den politischen, confessionellen, litterarischen u. s. w. Parteigängern oder Sectirern. Jede politische, philosophische und Künstler-Schule erzeugt bei ihren Adepten einen Typus von Ideenassociation, Urtheilen und Raisonnements, so exclusiv und beschränkt, dass man nicht umhin kann, demselben im Körperlichen die Existenz specifischer und systematischer Nervenzellenverbindungen zu Grunde zu legen. Diese Arten intercorticaler Association nehmen oft antipode Formen an, wenn sie in so entgegengesetzten Erscheinungen zu Tage treten wie Materialismus und Spiritualismus, Realismus und Idealismus, Socialismus und Individualismus u. s. w. Wenn solche systematisirten Associationen, in der Jugend ge-

an eine Vermehrung des die graue Substanz berieselnden Blutes gebunden ist, hat Mosso durch Experimente nachgewiesen; desgleichen ist es Thatsache, dass die auf eine Reihe von Beobachtungen gerichtete Aufmerksamkeit Wahrnehmungen zu Werke bringt, die jedes Mal reiner und deutlicher sind.

13. Als Schlussfolgerung ergiebt sich aus der Gesammtheit der in den letzten zehn Jahren über die feine Struktur der grauen Substanz gemachten Beobachtungen, dass die geistige Thätigkeit sich hauptsächlich, wenn nicht ausschliesslich, den folgenden anatomischen Bedingungen subordinirt:

1. der Zahl der Nervenzellen der Rinde.

2. der verschiedenen Entwickelung der Protoplasmafortsätze, der Collateralen und Endfasern der Achsencylinder.

3. dem Verhältniss der Associationszellen gegenüber den sensiblen, sensorischen, centralen und psychomotorischen.

---

schaffen, den Grad der Stärke erreichen, welchen die Sprache Ueberzeugung nennt (richtige oder unrichtige politische, religiöse, philosopische u. s. w.), so haben sie thatsächlich eine besondere Gehirnverfassung zur Folge, und sie modificiren wollen, hiesse die Anatomie des Gehirns corrigiren und die Persönlichkeit ändern wollen. Sicherlich functionirt das Gehirn eines Positivisten nicht wie das eines Spiritualisten und die physiologischen Unterschiede, welche beide trennen, schliessen nothgedrungener Weise Structurdifferenzen in sich ein, welche nur im Laufe der Zeit und durch die Arbeit vieler Gegenvorstellungen ausgemerzt werden können. Und die Protoplasma- und Nervenfortsätze sind ebenso langsam im Wachsthum und in der Bildung neuer Associationen, wie in der Retraction und in der Atrophie.

Diese Plasticität der Zellfortsätze variirt wahrscheinlich in verschiedenen Lebensaltern: bedeutend beim Jüngling, vermindert sie sich beim Erwachsenen und verschwindet fast ganz im Alter. Dies erklärt die Häufigkeit der Reaction gegen das durch die Autorität der Eltern und Lehrer eingepflanzte System in der Jugend und die Seltenheit eines Meinungswechsels im Alter. Auf die gleiche Weise könnte man den Misoneismus des Alters, der in der Jugend so ausnahmsweise vorkommt, erklären.

Diese langsame Atrophie der durch häufige und wirksame congruente Suggestionen befestigten intracorticalen Verbindungen erklärt ein zur Genüge bekanntes Phänomen, nämlich, dass, wenn wir auf Grund von Gegenvorstellungen oder aus eigenem Willensantrieb eine fest eingewurzelte Ueberzeugung aufgeben, eine bestimmte Frist verläuft, bis wir eine andere dafür gewinnen; man könnte sagen, gewisse Verbindungen atrophiren und andere, welche den neuen Gedankengängen als Geleis dienen, spriessen von neuem hervor. Inzwischen existirt im Gehirn ein Gefühl von Leere.

Es ist selbstverständlich, dass wir in dem Obengesagten nicht relativ einfache Vorstellungen im Auge haben, denn diese können sehr rapide variiren ohne entsprechende Veränderungen der Nervenstructur mit sich zu führen, sondern ganz complexive Gruppen systematisirter Begriffe, die in der anatomischen Sphäre durch besondere Arten intercorticaler Association oder vielleicht nur durch die Erweiterung oder Verstärkung bereits vor dem Eintritt einer neuen Denkweise existirender Associationen bedingt sind. Wie oft geräth unser System in Widerspruch mit einer neuen positiven Thatsache und versuchen wir selbst, unter dem Einfluss der vorhandenen Associationen, jene zu vergessen oder Gründe für deren Entkräftung zu finden? Wer

4. der Art, wie die Medullarisirung an den Nervenfasern vertheilt ist, da einer grösseren Markhülle eine wirksamere Isolirung der Ströme entspricht.

5. der relativen Menge des interstitiellen Kitts, der wahrscheinlich den Zweck hat, die Diffusion der Nervenströme zu verhindern.

6. der quantitativen Variabilität der Neurogliazellen, deren Aufgabe zu sein scheint, die Nervenfasern zu separiren, um Stromcontacte und Stromvermengungen zu vermeiden.

7. dem Zustand des Reticulums oder intracellulären Gewebes, (das zum Theil noch unbekannt ist).

8. dem Vorhandensein von länger oder kürzer andauernden Störungen oder Modificationen in der chemischen Composition der Zellen und des interstitiellen Kitts.[1]

---

hat nicht Spiritualisten kennen gelernt, die, obgleich zum Positivismus oder zum Darwinismus bekehrt, dennoch die moralischen, sociologischen und politischen Lehren des verlassenen Systems vertheidigen! Das Zerfliessen alter Associationen und die Vernichtung des auf ihnen begründeten Systems ist ein Process, der bei Einigen Monate, bei Anderen Jahre dauert; bei Manchen entsteht aus den Ruinen des gefallenen Systems ein neues der Form nach verschiedenes, im Grunde aber gleiches; zuweilen verwandelt sich das Uebergangsstadium in einen bleibenden Zustand um; es entwickelt sich daraus ein Scepticismus, der einen Mangel jeglichen Systems bedeutet.

Diese Fluctuationen des Geistes und die durch sie verursachten doctrinären Schwankungen scheinen zu beweisen, dass das Verschwinden alter Associationen oder ihre tiefe, die alten Bahnen des Denkens ausmerzende Veränderung, nicht gleichmässig vor sich geht, sondern bruchstückweise; die Kette wird an dem Gliede zuerst zerrissen, an dem die Grundthatsache oder Wahrheit liegt und schneller oder langsamer treten die benachbarten Glieder an dessen Stelle.

Kurz: die Dynamik des Gehirns hängt (neben anderen heutzutage noch unaufgeklärten Bedingungen) von 2 Factoren ab: 1. von der Erblichkeit, vermöge deren wir eine bestimmte Zahl von Hirnzellen besitzen mit einer prädestinirten Neigung, sich zu associiren und das zu bilden, was wir die natürliche Persönlichkeit nennen; 2. von dem Einfluss des Milieu (Eltern, Lehrer, Bücher, physische Umgebung u. s. w.), vermöge deren wir die natürlichen ererbten Associationen an einigen Punkten befestigen, an anderen bekämpfen, oft auch gänzlich neue schaffen; auf diese Weise entsteht die Persönlichkeit der Anpassung, welche in beträchtlichem Grade die Hirnorganisation zu vervollkommnen vermag, wenn die Suggestionen der Umgebung auf der positiven Wissenschaft beruhen, hingegen beeinträchtigt und verschlechtert, wenn sie der Unwissenheit, dem Fanatismus, dem Rassen- Klassen- und persönlichen Hass überlassen wird.

[1] Wir haben hier nur die anatomischen Bedingungen der grauen Substanz im Auge. Indess ist es klar, dass auch die absolute oder relative Gefässfüllung des Gehirns, die Beschaffenheit der Nährflüssigkeit, die Weite der perivasculären Lymphgefässe der grauen Substanz, sowie der Zustand der vasomotorischen Erregbarkeit von Einfluss sind, mittelst welch' letzterer die Blutmenge, die unter der Einwirkung des Willens und der Aufmerksamkeit in die einzelnen Hirnregionen fliesst, geregelt wird.

Von der verschiedenen Combination dieser und anderer, gegenwärtig noch nicht bekannter Bedingungen hängt wahrscheinlich die moralische und intellectuelle Physiognomie eines jeden Menschen und jeden Thieres ab. Der Verminderung, Aufhebung, Steigerung oder Perversion einer oder mehrerer derselben sind die verschiedensten moralischen, emotiven und intellectuellen Anomalien zuzuschreiben, welche Kriminalisten, Anthropologen und Mediziner studieren.

Erst wenn die histologische Technik vermöge der Vollkommenheit und Empfindlichkeit ihrer Methoden in jedem einzelnen Falle die Zellveränderungen, welche die dynamischen Störungen des Gehirns bedingen, aufzuklären vermag, wird die Pathologie der Psyche und Moral eine in Wahrheit wissenschaftliche Bahn betreten. Erst dann wird der Kriminalist und Pathologe Hilfsmittel finden, mit welchen sich die Extravaganzen des Verstandes und die Verirrungen des Willens vermeiden oder beseitigen lassen. Wer weiss, ob die Wissenschaft der Zukunft die Geisteskrankheit nicht auf eine Atrophie von Nerven-Collateralen und Protoplasmafortsätzen in gewissen Gehirnbezirken zurückführen wird; vielleicht gelangt man mit der Zeit dahin, angeborne Intelligenzdefekte, vielleicht die Imbecillität selbst auf einen Stillstand des Wachsthums der Zellfortsätze, oder mit anderen Worten, auf die Erhaltung des foetalen Zustands der Associationszellen zu beziehen. Die blosse Veränderung in der Vertheilung der Neuroglia, deren Fasern an Stellen, wo Contacte zwischen Protoplasma- und Nervenfortsätzen stattfinden, sich dazwischenschieben könnten — wie viele Störungen des Gedächtnisses, der Association und der Sprache könnte dieselbe erklären? Und wenn wir unseren Blick in die Sphäre des Normalen werfen, wäre es nicht möglich, dass das Genie der Ausdruck der höchsten geistigen Thätigkeit als anatomische Bedingung eine Hirnrinde besässe, deren Zellen eine höhere Entwickelung jeder Art von Collateralen erreicht haben, in welchem Ideenassociationen möglich sind, die sich in der allgemeinen Menschheit nicht verwirklichen lassen?

Angenommen, dass, wie wir früher auseinandergesetzt haben, hinsichtlich der morphologischen und histologischen Differencirung, zwei Nervenapparate existiren, der sensorisch-sensible, der der Entwickelung nicht fähig ist, und der cerebrale, der Vervollkommnung fähige; angenommen, dass nur die Hirnrinde ihre Wachsthumsplasticität bewahrt hat, ihr inneres Differencirungsvermögen, um sich den wachsenden, von Tag zu Tag sich mehr complicirenden Nothwendigkeiten des Kampfes ums Dasein anzupassen, so ist es eine Culturaufgabe der Gesellschaft die Zeit abzukürzen, welche die Hirnzellen auf dem Wege zur Vollkommenheit brauchen, indem sie die Ursache dieser transcendentalen Entwickelung erforscht und ihre Verirrungen und Abwege beseitigt.

Wird einst der Entwickelungstrieb der psychischen Zelle aufhören, wie der anderer Bestandtheile des Nervensystems und der der gesammten epithelialen und mesodermatischen Zellen aufgehört hat?

Die Histologie und die Histochemie zeigen, dass die Muskelfasern, die Zellen des Knorpels des Bindegewebes, des Epithels, der Knochen u. s. w. des Menschen ganz die gleichen sind, wie die entsprechenden Fasern und Zellen der Säugethiere und sogar sehr vieler Wirbelthiere. Ein grosser Nachtheil würde es für die Entwickelung des Lebens sein, wenn die psychischen Zellen jenes vollständige Gleichgewicht und jene Stabilität physicalisch-chemischer Eigenschaften erreichten, zu der ihre Genossen in anderen Geweben gelangt sind; dagegen hindert nichts, wenn die Nervenzellen qualitativer Fortschritte ermangeln, die Möglichkeit quantitativer Vervollkommnungen sowohl der Associationszellen wie der Nerven- und Protoplasmacollateralen anzunehmen. Diese Vervollkommnungen, hervorgerufen durch successive Anpassungen an die Bedingungen der Umgebung und befestigt und erweitert durch die Auswahl, könnten in hohem Grade die Fähigkeit oder die natürliche Anlage, eine grosse Zahl von Vorstellungen zu registriren, sowie das Vermögen diese in progressiv verwickelteren Combinationen zu vereinigen, steigern.

Noch mehr; selbst angenommen, dass der Mensch der Zukunft ein Gehirn wie das gegenwärtige besitzen wird, oder sogar ein niederes (durch Atrophie oder einseitige Ausbildung infolge Steigerung der Arbeitstheilung und Arbeitsparticularismus), so wird doch die Wissenschaft dessen Entwickelung und Differenzirung verfolgen; dafür wird die Anwendung der von den Gelehrten aller Zeitalter gefundenen Untersuchungsmethoden bürgen, Methoden, die noch undenkbar viele Entdeckungen erhoffen lassen. Bei einem Tempel, dessen Bau Jahrhunderte gedauert hat, beenden die letzten Baumeister das Werk nicht, weil sie tüchtiger, sondern weil sie später gekommen sind und an einem Werk gearbeitet haben, dessen Plan von ihren Vorgängern vorgezeichnet und das zum Theil bereits aufgerichtet ist.

Innerhalb der geschichtlichen Epochen scheint das menschliche Gehirn eine geringe Entwickelung durchgemacht zu haben. Ein vergleichendes Studium der Structur der Hirnrinde des Negers und des Europäers würde wahrscheinlich den Beweis einiger Vervollkommnungen in den Associationsmechanismen liefern; indess zwischen dem Gehirn eines Griechen aus der Zeit des Perikles und dem eines Bewohners des heutigen Paris oder Berlin würden wir, wenn eine vergleichende Analyse möglich wäre, nur wenige Unterschiede finden.

Diese Langsamkeit in der Entwickelung beruht nach meiner Ansicht darauf, dass die höhere Gehirnorganisation das Resultat persönlicher Anpassung und daher durch Erblichkeit wenig übertragbar ist (Weissmann

und A. leugnen die Erblichkeit erworbener Eigenschaften und selbst wenn diese Behauptung übertrieben ist, so sind doch ohne Zweifel die Beispiele dieser Uebertragung selten). Indessen existiren vererbte Talente; dieselben beruhen jedoch vielleicht auf embryonalen Veränderungen, d. h. auf einer bisher in ihren Ursachen noch unbekannten Vermehrung in der Zahl der Associationsneuroblasten des Gehirns (in Folge gesteigerter Proliferation der Keimzellen von His), oder auf einem übernormalen Wachsthum der Nervencollateralen und Protoplasmafortsatzbahnen. Aber auch in diesen Fällen erreicht der Sohn selten das gleiche intellectuelle und moralische Niveau wie der Vater, ein Umstand, welcher ebenso von dem zuwiderlaufenden Einfluss der Mutter abhängt (die Eisubstanz derselben mit ihren heriditären Eigenschaften und mit ihrer Neigung zu primitiver cerebraler Organisation collidirt öfters mit dem väterlichen Impuls zur fortschrittlichen Entwickelung) wie davon, dass während der Entwickelung des Sohnes jene Bedingungen der moralischen und intellectuellen Umgebung fehlen, welche das Gehirn des Vaters modellirten und vervollkommneten; in jedem Fall hört das vererbte Talent, wenn auch während zweier oder dreier Generationen in der Familie deutlich vorhanden, auf, indem es durch die Gesellschaft absorbirt wird, sowie, neben anderen Ursachen, dadurch, dass bei der Auswahl der Gattin auf die geistigen Fähigkeiten derselben geringes Gewicht gelegt zu werden pflegt. Jedermann weiss, dass selbst die Klügsten sich ihre Frau wählen, entweder wegen ihrer Schönheit (aber nicht wegen jener normalen anatomischen Schönheit, welche ein Zeichen von Gesundheit und guten Anlagen ist, sondern wegen jener krankhaften Annäherung an den von den griechischen Künstlern geträumten Typus, einen Typus, der ein morphologisches Ideal repräsentirt, das, weil nicht aus dem Leben genommen, sich niemals verwirklichen kann), oder aus Motiven der Stellung und des Reichthums, was einen bequemen Verzicht auf die progressiven Vervollkommnungen des Gehirns bedeutet, welche sich die Rasse in ihrem Ringen gegen die Nothwendigkeit angeeignet hat. Man kann daher annehmen, dass die geschlechtliche Fortpflanzung, wenn sie auch manchmal höhere Anlagen zu schaffen vermag, gewöhnlich einen Mechanismus physischer und moralischer Nivellirung und ein Hinderniss für die Entwickelung höher beanlagter Gehirne bildet.

Es ist klar, dass das von uns über den möglichen Fortschritt der Gehirnorganisation Gesagte eine blosse Conjectur ohne prophetischen Werth ist. Indess schon im Bereich unserer Einbildungskraft erscheinen noch andere Lösungen möglich. Nichts hindert uns, die Möglichkeit anzunehmen, dass im Lauf der Jahrtausende der Mensch eine neue Species von Wirbelthier bildet, in dessen Hirn sich nicht nur die gegenwärtigen Mechanismen vervollständigt, sondern gänzlich neue Verhältnisse entwickelt haben, welche

sowohl eine grössere Schnelligkeit der psychischen Thätigkeit als auch eine bessere und jede Art von Vorstellungen vollständig umfassende Erinnerung gewähren, vielleicht auch eine viel grössere Ausdehnung der ursprünglich bewussten, durch die Gewohnheit in automatische umgewandelten psychischen Acte; vielleicht die erbliche Uebertragung mancher Nerventhätigkeit (Gehen, Sprechen, Lesen u. s. w:), welche heute das Kind mühsam erlernen muss, oder die Umwandlung jener, für das politische und sociale Leben unerlässlichen Ideen und Gefühle in Instincte und dem Willen entzogene, vervollkommnete Mechanismen und in Notwendigkeiten (automatischer Altruismus, sociale Solidarität, positiver politischer Instinct, der Erhaltung und Vervollkommnung der Gattung angepasster hygienischer und aesthetischer Sinn u. s. w.)

Ein Sprung der psychischen Zelle in der Entwickelung, der den Unterschied repräsentiren würde, der die gestreifte Muskelfaser von der glatten trennt, würde im dynamischen Sinne einen beträchtlichen Fortschritt bedeuten. Nicht weniger transcendentale Resultate würden sich aus der Erweiterung der Sinnesfunktion ergeben (Verminderung des Durchmessers der Zapfen der Fovea zum Zweck der Steigerung der Sehschärfe, bessere Correktion der chromatischen und sphärischen Aberration, Empfindlichkeit der Zapfen für eine ausgedehntere Skala von Aetherschwingungen, Vermehrung der Haarzellen des Corti'schen Organs u. s. w.

Es bleibt noch eine andere, allerdings sehr gewagte Hypothese übrig. Ein absoluter Anhänger des Fortschritts könnte uns sagen: das Wirbelthier ist ein Typus einer definitiv abgeschlossenen Organisation; vom Fisch bis zum Menschen hat es variirt in den Accidentien, jedoch nicht in dem Grund und Plan der Construction. Mit dem menschlichen Organismus hat die Natur alles erschöpft, was sie innerhalb des Mechanismus des Wirbelthieres an physiologischen Anpassungen und Structurvervollkommnungen der Cerebrospinalachse erreichen konnte. Was nützt es, dass das für die Pyramidenzelle des Gehirns aufbewahrte plastische Entwickelungsvermögen in so hohem Maasse den Apparat der psychischen Vorgänge vervollkommene? So lange unsere Sinne dieselben wie heute sind, so lange die Natur nicht den Plan des Wirbelthiers aufgiebt, so lange werden die Fortschritte der Entwickelung formelle, nicht fundamentale sein. Nicht um einen Schritt wird die Erkenntniss des Wesens der Naturphänomene vorrücken, so lange der Mensch sich genöthigt sehen wird, immer mit denselben unvollkommenen Erkennungsmitteln zu arbeiten, Mittel, mit denen niemals etwas anderes erreicht worden ist, als die Wahrnehmung von Wirkungen, welche durch noch unbekannte, im Universum existirende und einer ewigen Bewegung unterworfene Substanzen in der psychischen Zelle hervorgerufen werden. So lange man eines Sinnes entbehrt, welcher die direkte Verbin-

dung mit dem Stoff herstellt, wird der Sprung aus dem Idealen in's Reale, aus dem Subjectiven in's Objective eine ungerechtfertigte Kühnheit bleiben. Der Fortschritt selbst wird aufhören, lange Zeit bevor der Mensch die ernstesten und dringendsten Probleme gelöst hat (Ursprung des Lebens, Ziel der Entwickelung, Wesen des Stoffes und der Kraft u. s. w.); nichts wird erreicht sein, selbst, wenn alle die für unsere Sinne zugänglichen Erscheinungen, mögen erstere durch vervielfältigende Apparate untersützt sein oder nicht, registrirt, verglichen und klassificirt, und ihre Bedingungen bestimmt sein werden. Soll der Fortschritt ein unendlicher sein, so muss man annehmen, dass das Leben seine Typen nicht erschöpft hat, dass die Albuminoide und die physiologischen Eigenschaften der Zelle viel höheren Combinationen und Gesetzen unterliegen, als den in dem dürftigen Bau des Homo sapiens bestehenden, endlich, dass die Natur hofft, auf dem Planeten werden die entsprechenden Bedingungen des Milieus herrschen, um sich vom Säugethier zum Supravertebraten (wenn wir dieses ideale Wesen so bezeichnen wollen) aufzuschwingen. Diese in ihrer Vollkommenheit souveraine, mit äusserst differencirten und empfindlichen Werkzeugen des Wahrnehmens und Vorstellens bedachte Organisation wird vielleicht in den wahren Mechanismus des Universums eindringen und viele der Probleme lösen, welche den Vertebratenmenschen vergeblich bewegen und beunruhigen.

Dies ist eine Conjectur, auf welche die positive Wissenschaft nur mit einem: wer weiss es? antworten kann. Nicht beweisbare Hypothesen mögen der Philosophie zu Gute kommen, aber nicht derjenigen Wissenschaft, welche sich nur mit demonstrablen Thatsachen und Gesetzen abgiebt. Jedoch das Verlangen nach einem Ideal dringt bis in die Domäne der Biologie, deren begeisterte Adepte sich weder mit dem trockenen Determinismus Claude Bernard's, noch mit dem bitteren, trostlosen „Ignorabimus" du Bois-Reymond's begnügen.

Beiträge zur Kenntniss des Nervenmarks.

Von

H. Ambronn und **H. Held.**

I. Ueber Entwickelung und Bedeutung des Nervenmarks.[1]

(Hierzu Taf. IX.)

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Leipzig.)

Den Anlass zu nachstehend mitgetheilten Untersuchungen gab die Frage, ob und in wieweit die Nervi optici bei neugebornen, bezw. wenige Tage alten Säugethieren markhaltig sind, die wegen Verschlusses der Lidspalte für die ersten Tage ihres extrauterinen Daseins noch blind sind. Das Nervenmark scheint für die functionelle Leistung von Nervenbahnen nothwendig zu sein, wenigstens bei den Thieren, welche ein mit Markscheiden ausgestattetes Nervensystem besitzen, wobei noch die Frage offen ist, wieweit nach unten zu in der Thierreihe überhaupt marklose Nervensysteme vorkommen. Wie wichtig nun das Nervenmark ist, geht einerseits aus pathologischen Fällen hervor, bei denen Veränderungen der Markscheiden und Schwund derselben tiefe Functionsstörungen im Nervensystem hervorrufen, andererseits aus der Entwickelungsweise und inneren Reifung des centralen Nervensystems, das, wie zuerst Flechsig ausführlich gezeigt, in verschiedenen Absätzen markreif wird, so dass auf gewissen Entwickelungsstadien bestimmte grosse Gruppen von Leitungsbahnen markhaltig sind, während andere noch keine Spur von Nervenmark erkennen lassen. Diese Parallele zwischen Gehirnentwickelung und Markreifung deutet in evidenter Weise darauf hin, dass irgend welcher tieferer Zusammenhang zwischen Functionsfähigkeit und Markhaltigkeit einer Nervenbahn bestehen muss.

---

[1] *Berichte der math.-phys. Classe der königl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig.* Sitzung vom 4. Februar 1895.

Und da nun bei jenen zunächst noch blinden neugeborenen Thieren (Kaninchen, Katzen u. s. w.) von einer normalen specifischen Erregung des Nervus opticus durch Lichtstrahlen noch nicht die Rede sein kann, so waren von der Untersuchung solcher Sehnerven auf ihre Markhaltigkeit hin Aufschlüsse zu erwarten, ob das Markhaltigwerden einer Nervenbahn durch in derselben cursirende specifische Reize bedingt, bezw. hervorgerufen wird.

Das Nervenmark ist auf verschiedene Weise mikroskopisch nachweisbar; frisch in physiologischer Kochsalzlösung untersuchte markhaltige Nervenfasern zeigen die sogenannte „doppelte Contourirung"; in Osmiumlösungen gebracht, bräunen und schwärzen sich ihre Markscheiden. Auch durch Färbung gelingt es, markhaltige Nervenfasern kenntlich zu machen. In hervorragender Weise ist es durch Anwendung der Weigert'schen Markscheidenfärbungsmethode ermöglicht, markhaltige Nerven, die mit Chromsalzen vorbehandelt sind, durch Färbung mit Haematoxylin und nachfolgender vorsichtiger Entfärbung als blauschwarze Fasern aus dem übrigen umgebenden entfärbten Gewebe herauszusetzen.

Man hat nun noch ferner in der Untersuchung mit polarisirtem Licht, wie der Eine von uns früher des Näheren gezeigt und begründet hat,[1] ein bequemes und ausreichendes Mittel, um zu entscheiden, ob eine Nervenfaser markhaltig ist oder nicht, denn es zeigt eine markhaltige Nervenfaser über einem Gypsplättchen, wenn ihre Längsaxe mit der grösseren Elasticitätsaxe des Gypsplättchens parallel steht, die Subtractionsfarbe, bei Drehung um 90° dagegen die Additionsfarbe.

Es fragte sich nun zunächst, ob die Resultate, die man beim Untersuchen in polarisirtem Licht erhält, mit denen der Osmiumschwärzung, der zuverlässigsten Reaction auf Nervenmark nach Gad und Heymans[2] und der Weigert'schen Färbung übereinstimmen. Lässt sich eine solche Uebereinstimmung nachweisen, so hat man im optischen Verhalten der Nervenfasern ein bei weitem einfacheres und jedenfalls auch zuverlässigeres Mittel, das Vorhandensein von Nervenmark festzustellen und seine Entwickelung zu verfolgen.

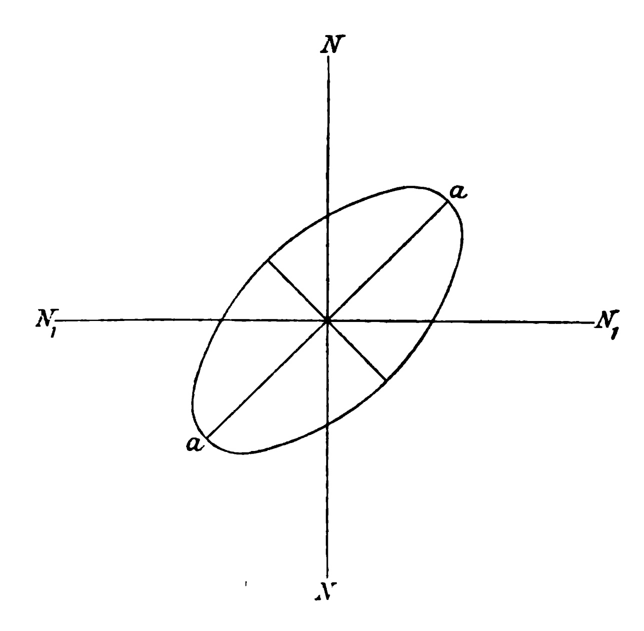
Es hat sich nun in der That bei unseren Untersuchungen herausgestellt, dass eine solche Uebereinstimmung besteht, wobei noch hervorgehoben werden muss, dass im Verlauf weniger Stunden nach Tödtung des betreffenden Thieres die ganze Untersuchung mit Leichtigkeit auszuführen ist, ohne dass die Fasern mit irgend etwas anderem als der physiologischen

---

[1] Ambronn, Das optische Verhalten markhaltiger und markloser Nervenfasern. *Berichte der math.-phys. Classe der kgl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften.* 1890.

[2] Gad und Heymans, Ueber das Myelin, die myelinhaltigen und myelinlosen Nervenfasern. *Dies Archiv.* Physiol. Abth. 1890. S. 531 ff.

Kochsalzlösung behandelt werden. Eine kurze Beobachtung im Polarisationsmikroskop lässt sofort erkennen, ob der zu prüfende Nerv schon markhaltig ist oder nicht. Wird z. B. das Gypsplättchen Purpur I in der Weise zwischen zwei gekreuzte Nicols *NN* und $N_1 N_1$ eingeschaltet, wie dies in beistehender Skizze dargestellt ist, in der die Richtung *aa* die Lage der längeren Axe der Elasticitätsellipse (im Sinne von Nägeli und Schwendener) angiebt, so zeigen die Myelinscheiden der Nerven, wenn sie parallel zu *aa* liegen, die Subtractionsfarben (Roth, Orange, Gelb u. s. w.), während die Bindegewebsscheiden sowie die marklosen Nervenfasern die Additionsfarben (Violett, Indigo, Blau) geben.



Es erscheint nun ferner noch als ein grosser Vorzug der optischen Methode gegenüber der Osmiumschwärzung und der Weigert'schen Färbung, dass die zu untersuchenden Gewebsstücke mit nichts anderem in Berührung kommen als der indifferenten physiologischen Kochsalzlösung, während es sich bei der Behandlung mit Osmiumsäure, bezw. mit chromsauren Salzen höchst wahrscheinlich um irgend welche entstehende Umwandlungsproducte des Myelins handelt, die dann der Lösung durch jene bei der Einbettung verwendeten Flüssigkeiten wie Alkohol, Aether u. s. w. widerstehen und so im letzteren Falle eine nachfolgende Färbung mit Haematoxylinlösungen ermöglichen. Dass hierbei eine Veränderung des Myelins eintritt, geht auch daraus hervor, dass eine so behandelte Nervenfaser nicht mehr die oben erwähnten optischen Eigenschaften zeigt.

Wir haben nun mittelst dieser optischen Methode gewisse Markreifestadien des Nervus opticus in Rücksicht auf jene obige Fragestellung untersucht und zugleich ferner solche Untersuchungen auf die verschiedensten Abschnitte des centralen wie peripheren Nervensystems ausgedehnt, um in weiterer Weise einmal die gewonnenen Resultate mit den nach Weigert'scher Färbung erhaltenen Bildern vergleichen und dann zweitens vielleicht mehr Anhaltspunkte dafür gewinnen zu können, in welcher Weise man die Bedeutung des Nervenmarks aufzufassen hat.

Unsere Untersuchungen umfassen zunächst das Nervensystem von $^1/_2$ Tag alten Kaninchen. Die verschiedenen peripheren Nerven wurden in Kochsalzlösung in einzelne Bündel isolirt und so untersucht, während die verschiedenen Abschnitte des Centralnervensystems in 160 μ starke Schnitte unter Anwendung eines Gefriermikrotoms zerlegt wurden, die dann ebenfalls in Kochsalzlösung kamen.

Die einzelnen Körpernerven sowie die verschiedenen intracerebralen Leitungssysteme zeigten nun, wenn ihre Faserrichtung parallel zu der grösseren Elasticitätsaxe eines Gypsplättchens Purpur I gebracht wurde, bedeutend von einander abweichende Farbennüancen. Die einen erschienen dunkelroth, roth, hellroth, andere orange, orangegelb u. s. w., also alle in der Subtractionsfarbe, während wieder andere Partien des Nervensystems noch additionelle Färbung (violett und indigo) erkennen liessen. Folgende Tabelle giebt eine Uebersicht über die bei den verschiedenen Nerven und Leitungsbahnen beobachteten Farbennüancen.

Nervensystem eines $^1/_2$ Tag alten Kaninchens.

Schnittdicke 160 μ. Gypsplättchen Purpur I. Lichtquelle: Auerlicht. Die Nervenzüge wurden zunächst mit Zeiss CC untersucht, die einzelnen Fasern dann mit Zeiss DD zur genaueren Prüfung einzelner Markröhren.

Rückenmark: Lumbalmark und angrenzendes Dorsalmark.

Querschnitte:
- Vordere Wurzeln — hellgelb (manche Einzelfasern gelb).
- Hintere Wurzeln — roth bis orangeroth (manche Einzelfasern orangeroth).
- Vorderstrang — hellgelb (manche Einzelfasern gelb).
- Hinterstrang — roth zum Theil orangeroth.

Cervicalmark und angrenzendes Dorsalmark.

Querschnitte:
- Vordere Wurzeln — gelblich weiss (manche Einzelfasern hellgelb).
- Hintere Wurzeln — orangeroth (manche Einzelfasern hellroth).
- Vorderstrang — gelb.
- Hinterstrang — hellroth.

Vordere Commissur — orangegelb (manche Einzelfasern orange).

Längsschnitte { Vorderstrang — gelb (Einzelfaser gelb).
Hinterstrang — leuchtend hellroth (Einzelfaser orangeroth).

Hirnstamm: Hinteres Längsbündel (Höhe der Hinterstrangkerne) — gelb (Einzelfaser gelb).

Nerv. hypoglossus — gelb (Einzelfaser gelb).

Burdach'scher Strang — orangeroth (Einzelfaser orangeroth).

Absteigende Trigeminuswurzel — orangeroth (Einzelfaser orangeroth).

Tractus solitarius — roth bis hellroth.

Corpus restiforme — orangeroth bis orange.

Olivenzwischenschicht — orangeroth bis orange.

Nerv. abducens — orangegelb (Einzelfaser — orangegelb).

Nerv. vestibularis — orangegelb (Einzelfaser orangegelb).

Nerv. cochlearis — roth (manche Einzelfasern hellroth).

Nerv. facialis — orangegelb (Einzelfaser orangegelb).

Corpus trapezoideum und dorsale Bahn aus dem vord. Acusticuskern } — orange.

Striae acusticae aus dem Tuberculum — dunkelroth.

Mot. trigeminus — orangegelb (Einzelfaser orangegelb).

Sensibler Trigeminus — hellroth (Einzelfaser orangeroth).

Hinteres Längsbündel — orangegelb.

Nerv. trochlearis — orangegelb.

Laterale Schleife — orangeroth.

Nerv. oculomotorius — orangegelb.

Fontaineartige Haubenkreuzung — orange.

Ventrale Haubenkreuzung — orange.

Chiasma nervi optici und Tractus opticus — violett; vereinzelte rothe Züge.

Nerv. opticus — violett; vereinzelte rothe Züge.

Diese Tabelle zeigt nun erstens, dass noch nirgends in diesen Abschnitten des Nervensystems, die zu den am ersten markreif werdenden Theilen desselben überhaupt gehören, das Stadium der völligen Markreife erreicht ist, auf dem sich die markhaltigen Nerven als glänzend gelblich-weisse Fasern im polarisirten Lichte zeigen. Hier bei dem $^1/_2$ Tag alten Kaninchen erscheinen die verschiedenen motorischen Nervenbahnen noch fast alle orangegelb bis gelb, stehen somit auf einer

tieferen Stufe der Markreife. Dieser Unterschied beruht nun zum Theil darauf, dass bei dem $^1/_2$ Tage alten Kaninchen noch nicht alle Fasern, z. B. im Facialis, markhaltig sind; je mehr markhaltige Fasern in sonst gleich dicken Nervenbündeln entstanden sind, je mehr Nervenmark also quantitativ im Querschnitt vorhanden ist, um so mehr wird sich die Subtractionsfarbe dem hellgelb oder weiss nähern. Andererseits rührt dieser Unterschied daher, dass die einzelnen Markröhren hier beim $^1/_2$ Tag alten Kaninchen noch nicht die Stärke und das Volumen wie beim erwachsenen Individuum erreicht haben.

Die Farbenscala, welcher die verschiedenen Bezeichnungen für die einzelnen Markentwickelungsstadien entnommen sind, wie sie sich im polarisirtem Licht zeigen, ist folgende:[1]

Weiss,	Roth,
Gelblichweiss,	Dunkelroth,
Strohgelb,	Purpur,
Gelb,	Violett,
Orangegelb,	Indigo,
Orange,	Blau,
Orangeroth,	Blaugrün.
Hellroth,	

Zweitens zeigt nun jene obige Tabelle über die Markreifestadien in den einzelnen Nervenbahnen eines $^1/_2$ Tag alten Kaninchens, dass ein bedeutender Unterschied zwischen der Markhaltigkeit motorischer Nerven und gewisser centraler reflectorischer Systeme einerseits und sensiblen Nerven (mit Ausnahme des Nervus vestibularis) und sensorischen Systemen andererseits besteht. Es ist dies ein Unterschied, der bei Untersuchung von menschlichen fötalen Gehirnen und solchen anderer Wirbelthiere mit der Weigert'schen Markscheidenfärbungsmethode ausserordentlich auffällt, worauf der Andere von uns früher hingewiesen hat[2], und der darin besteht, dass in den Nervenbahnen der ersten Kategorie sich die Markscheiden tief dunkel schon mit Haematoxylin färben und so eine grosse Annäherung bereits an die blauschwarz gefärbten entsprechenden Nervenzüge erwachsener Individuen zeigen, während in den Nervenfasern der zweiten Gruppe zu derselben Zeit das Nervenmark sich viel blasser färbt, sodass die einzelnen bereits markhaltigen Nervenzüge als blassgraue Fasern bei stärkerer Vergrösserung erscheinen. Im polarisirten Lichte zeigen sich übereinstimmende

---

[1] Vgl. die Tabelle bei Nägeli u. Schwenderer, *Das Mikroskop*. 2. Aufl. S. 326.

[2] Held, Ueber eine directe acustische Rindenbahn und den Ursprung des Vorderseitenstranges beim Menschen. *Dies Archiv*. Anat. Abthlg. 1892.

Verhältnisse mit jenen Beobachtungen an Praeparaten, die nach der Weigert'schen Methode gefärbt sind. Während die motorischen vorderen Rückenmarkswurzeln gelb aussehen, erscheinen die hinteren sensiblen Wurzeln durchweg noch roth, nur zum Theil schon orangeroth beim $^1/_2$ Tag alten Kaninchen, stehen also noch auf einer tieferen Stufe der Markreife. Dieser durchgreifende Unterschied zeigte sich auf allen untersuchten Querschnittshöhen. Gleiche Differenzen bestehen zwischen den gelben Vordersträngen und den rothen bis orangerothen Hintersträngen. In Uebereinstimmung mit den gelb erscheinenden Wurzelfasern im Vorderhorn des Rückenmarks zeigen auch die Nervenfasern der vorderen Rückenmarkscommissur, aus denen sich zum Theil die Vorderstränge aufbauen, bereits orangegelb bis gelb aussehende Markscheiden.

Gleiche Unterschiede wie die vorderen und hinteren Rückenmarkswurzeln zeigen auch die motorischen und sensiblen Gehirnnerven mit Ausnahme des Nervus vestibularis, der allen sensiblen Nerven vorauseilt (Hypoglossus, Abducens, Facialis, motorischer Trigeminus, Trochlearis, Oculomotorius bereits orangegelb bezüglich gelb — und andererseits Tractus solitarius roth, Cochlearis roth, sensibler Trigeminus orangeroth und im Nervus opticus zwischen violetten Zügen erst vereinzelte rothe). Nur der Nervus vestibularis erscheint von allen diesen sensiblen Nerven bereits orangegelb und zeigt somit gleiche Markreife mit den motorischen Nerven, ein Verhalten also, wie es in derselben Weise sich bei den nach Weigert'scher Methode gefärbten Praeparaten zeigt. Ebenso sind die grossen reflectorischen Bahnen (Vorderseitenstränge des Rückenmarks und des Formatio reticularis, hinteres Längsbündel, Seitenstrangbündel aus dem rothen Kern der Haube, optisch-acustische Reflexbahn) bereits in dem Markreifestadium, in dem sie im polarisirten Licht orange bis orangegelb aussehen.

Es zeigt sich nun ferner ein auffallender Unterschied im Aussehen der verschiedenen sensiblen Gehirnnerven bei Untersuchung im polarisirten Licht, wie aus obiger Tabelle hervorgeht. Während der Nervus opticus fast noch völlig violett aussieht beim $^1/_2$ Tag alten Kaninchen, mit Ausnahme vereinzelter rother Fasern, also zum grössten Theil noch völlig marklose Axencylinder enthält, ist der Nervus vestibularis bereits orangegelb; dieser ist also am markreifsten, jener am wenigsten markhaltig entwickelt in den sensiblen Nerven. Eine etwas höhere Entwickelungsstufe als der Sehnerv zeigt der Hörnerv, der nach obiger Tabelle schon hellrothe Fasern führt; auf gleicher Entwickelungsstufe steht ungefähr auch der sensible Vagus-Glossopharyngeus (Tractus solitarius nach obiger Tabelle roth-hellroth). Die der Vestibularisstufe am meisten gleichkommende Markreife hat

der sensible Nervus trigeminus, der nach obiger Tabelle orangerothe Fasern zum grössten Theil zeigt.

Ferner fällt der Unterschied auf in der Markreife zwischen den sensiblen Nerven und ihren secundären intracerebralen Bahnen; so zeigten sich der Trapezkörper und die laterale Schleife zum grossen Theil schon als orangerothe bis orangefarbene Bahnen, während der Nervus cochlearis noch roth bezw. hellroth aussieht. Ebenso erscheinen Olivenzwischenschicht und Corpus restiforme orangeroth bis orange gegenüber den rothen bis orangerothen Hintersträngen des Rückenmarks, für welche sie secundäre Bahnen sind.

Wir haben dann ferner etwas ältere Kaninchen zur Untersuchung herangezogen, einmal um bei diesen älteren Stadien das gegenseitige Verhältniss der einzelnen Systeme bezüglich ihrer Markreife zu prüfen und andererseits, um entscheiden zu können, ob diejenigen Nervenbahnen, welche auf der jüngeren Stufe eine geringere Markreife zeigten, jetzt stärkere Entwickelung der Markmasse erkennen lassen. Es hat sich in der That herausgestellt, dass dies zu erwartende Reiferwerden der Myelinscheide sich im polarisirten Licht nachweisen liess.

So zeigt der Nervus opticus eines $1^1/_2$ Tag alten Kaninchens schon viele orangerothe Züge von Nervenfasern zwischen anderen, die noch die Grundfarbe des Gypsplättchens Purpur I zeigen, gegenüber dem Sehnerven jenes $^1/_2$ Tag alten Kaninchen, wo nur vereinzelte rothe Züge in sonstigen violetten nachzuweisen waren. Ferner zeigte der Opticus auf der Stufe eines 3 Tage alten Kaninchens, mehr oder weniger auf der ganzen Fläche rothe Färbung. Um diese Entwickelungsstufe für den Opticus zu vervollständigen, mag noch die Markstufe eines 10 Tage alten Kaninchens, also eines sehend gewordenen, hier angeführt werden, welche den Sehnerv in seiner ganzen Ausdehnung deutlich orangegelb zeigte.

Vor der ausführlichen Beschreibung der fortschreitenden Markentwickelung in den anderen in der Tabelle aufgeführten Systemen mag hier abgesehen werden; es zeigten sich durchweg etwas niedrigere Subtractionsfarben. Doch muss bemerkt werden, dass die Farbenunterschiede zwischen orangegelb, gelb und hellgelb nicht so praecise sind wie z. B. zwischen roth und orange. Man kann sich jedoch in diesen Fällen immer von der kräftigeren Entwickelung der Markscheide überzeugen, wenn man den Objecttisch um 90° dreht und die in dieser Lage auftretenden entsprechenden Additionsfarben zur Vergleichung heranzieht. Man kann so leicht beobachten, dass die auf niedriger Markstufe indigo oder blau aussehenden Nervenzüge in blauer bezw. bläulichgrüner Färbung bei älteren Individuen erscheinen. Wir haben dann noch jüngere Entwickelungsstadien

von Nervensystemen als die oben beschriebenen untersucht, um die Markreife der verschiedenen motorischen Nerven unter einander vergleichen zu können und so die Frage zu entscheiden, ob gleichmässig alle motorischen Nerven den sensiblen in der Markentwickelung voraneilen.

Es mögen einige Befunde an einem menschlichen ungefähr 5 Monate alten Foetus erwähnt werden, der folgende diesbezügliche Verhältnisse zwischen den einzelnen Markstufen motorischer Nerven zeigte:

Vordere Rückenmarkswurzeln — gelb (hintere Wurzeln zum Theil roth).

N. hypoglossus — viele Fasern orange.

N. facialis — gelb.

N. abducens — viele Fasern orange.

N. trigeminus (mot.) — viele orangerothe Fasern (sensibl. Trigeminus-blau).

N. oculomotorius — viele Fasern orange (N. opticus-blau).

Aus dieser Tabelle ergiebt sich also — ausser dem oben erörterten Unterschied zwischen motorischen und sensiblen Nerven, die hier natürlich noch grösser erscheint — dass gewisse motorische Nerven (z. B. vordere Rückenmarkswurzeln, N. facialis) bereits eine höhere Stufe erreicht haben wie andere. Es erhalten also nicht nur motorische Nerven eher eine gewisse Markreife wie sensible, sondern innerhalb der motorischen Gruppe selber besteht noch ein Voraneilen gewisser Untergruppen. Es muss vorläufig die Frage unentschieden bleiben, ob die Differenz, wie wahrscheinlich ist, auf einem zeitlich früheren Einsetzen der Markbildung beruht oder auf einem gesteigerteren Markbildungsprocess.

Wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, ist die optische Methode durchaus im Stande, feine Nüancen in dem Grade der Entwickelung von Markscheiden nachzuweisen. Wir haben es deshalb nicht unterlassen, nochmals auf die Frage nach der Markhaltigkeit des Nervus olfactorius beim Hecht einzugehen. Es ist von Gad und Heymans[1] nachgewiesen worden, dass die Geruchsnerven des Hechtes lecithinhaltig sind, und daraufhin hat der eine von uns[2] nachgewiesen, dass auch die optische Reaction mit diesem chemischen Befunde übereinstimmt, insofern als der grob zerfaserte Nervus olfactorius auf seiner ganzen Ausdehnung Subtractionsfarbe zeigte. Und da nun bei diesen letzteren Untersuchungen nur schwächere Vergrösserungen benutzt wurden, so haben wir jetzt noch einmal mit Hülfe sehr starker Vergrösserungen die Structur des Olfactorius zu lösen versucht. Es stellte

[1] A. a. O.

[2] Ambronn, a. a. O.

sich dabei heraus, dass der Nervus olfactorius nicht gleichmässig über die ganze Fläche Subtractionsfarbe zeigte, sondern aus einer grossen Anzahl ausserordentlich feiner markhaltiger Nervenröhren besteht, die sich in Form feiner orangefarbener nahe aneinander liegender Linien zeigten.

Da es höchst wahrscheinlich ist, dass die charakteristische optische Reaction des Nervenmarks auf der Anwesenheit von Lecithin beruht, kann man wohl mit Recht vermuthen, dass jene oben erwähnten Methoden zum Nachweis von Nervenmark (Osmium- und Weigertmethode) ebenfalls von der Anwesenheit des Lecithins abhängig sind. Es muss genaueren chemischen Untersuchungen vorbehalten werden, nachzuweisen, welche Umwandlungsproducte des Lecithins bei diesen Färbungen in Betracht kommen.

Wenn wir nun die Markentwickelung innerhalb eines Nervensystems überblicken, so glauben wir als Regel aussprechen zu dürfen, dass die specifische Functionsthätigkeit einer Nervenfaser wenigstens bei höheren Thieren erst dann beginnt, wenn ihr Axencylinder von einer normal entwickelten Myelinscheide umgeben ist. Dies zeigt sich an dem Opticus eines 10 Tage alten Kaninchens, der schon die normale optische Reaction eines ziemlich fertigen Nerven zeigte, zum Unterschied von den Optici wenig Tage alter Thiere. Sollte sich die oben geäusserte Anschauung als allgemein gültig herausstellen, so wäre man umgekehrt berechtigt, aus dem Vorhandensein oder Fehlen der Markscheide einen Rückschluss auf die bestehende oder noch nicht vorhandene bezw. verloren gegangene Functionsthätigkeit zu machen.

Es sprechen nun diese Resultate für die schon früher und hauptsächlich von R. Wagner[1] vermuthete Bedeutung der Markscheide als einer Art Isolator; die isolirende Eigenschaft der Markscheide suchte Wagner in dem Fettreichthum des Nervenmarks.[2]

Wenn wir diese Ansicht über die Bedeutung des Nervenmarks als Isolator irgend welcher Art wieder aufnehmen, so glauben wir auf Grund unserer histologischen Befunde dazu berechtigt zu sein. Es frägt sich nun, wie diese Isolation zu denken ist; es kämen hier in Betracht erstens die isolirte Fortleitung elektrischer Ströme im Axencylinder und zweitens der Schutz gegenüber osmotischen Störungen, die in der Querrichtung auf den Axencylinder einwirken können.

Dass die elektrische Leitfähigkeit in der Längsrichtung markhaltiger Nervenfasern bedeutend besser ist als in der Querrichtung,

[1] R. Wagner, *Neurologische Untersuchungen in Göttinger Anzeigen*. Nachrichten von der Universität. Februar 1850.

[2] Vgl. auch Kölliker, *Mikroskopische Anatomie*. 1850. Bd. I. S. 544.

geht aus den Versuchen von Hermann[1] hervor, der an frischen peripheren Nerven das Verhältniss von Längs- zu Querwiderstand gegenüber elektrischen Strömen wie 1:5 fand, und der diese auffallende Erscheinung auf innere Polarisation zurückführte.

Ohne auf die Frage einzugehen, ob diese auffallenden Unterschiede in der Längs- und Querleitung nur auf innere Polarisation zurückzuführen sind, wollen wir hier nur die Möglichkeit betonen, dass hierbei auch ein durch die Markscheide verursachter Widerstand eine Rolle spielen dürfte.

Diese Versuchsergebnisse lassen sich also auch unter der Annahme der isolirenden Eigenschaft der Markscheide sehr wohl interpretiren. Und da nun ferner die allgemeinen Anordnungen von Leitungsbahnen zwischen peripheren Sinnesapparaten und centralen Gehirntheilen die sind, dass die Endverzweigungen von Axencylindern sensibler Nerven in peripheren Sinnesapparaten marklos sind, so erscheinen diese an solchen Stellen gegen äussere Einwirkungen ungeschützt und somit befähigt, Reize aufzunehmen.

Damit aber die Fortleitung dieser Reize ohne weitere Störung erfolgen kann, müssen die Fasern in ihrem weiteren Verlaufe gegenüber äusseren Einflüssen (vielleicht auch gegen osmotische Störungen) möglichst isolirt sein; und dieser Schutz ist eben nach unserer Anschauung erst dann genügend vorhanden, wenn die Markscheide ihre normale Ausbildung erlangt hat und als Isolator in diesem Sinne für die Fortleitung der Reize dienen kann. Genau dieselben Verhältnisse, wie bei den Reiz vermittelnden Sinnesapparaten, bestehen an den Einmündungsstellen sensibler Bahnen im Centralnervensystem, insofern als auch hier die letzten Verzweigungen der Axencylinder marklos sind und so durch hier vorhandene enge Beziehungen zu den ebenfalls marklosen Protoplasmaästen von Systemzellen die bis hierher isolirt fortgeleitete Erregung auf eine zweite aus diesen Zellen entspringende intracerebrale Leitungsbahn übertragen können. Andererseits sind die Endverzweigungen motorischer Nerven an den Muskelmassen ebenfalls markfrei, so dass auch hier die Uebertragung des Reizes auf die Muskelfasern nicht durch eine isolirende Schicht gestört ist. Und da nun die Markreife einmal in sensorischen Systemen sensibler Nerven etwas früher eintritt als in den sensiblen Nerven selbst (mit Ausnahme des N. vestibularis), und zweitens noch früher in den grossen reflectorischen Systemen und in den durch diese beeinflussten motorischen

[1] Hermann, *Handbuch der Physiologie*, II. 1879 und Pflüger's *Archiv.* Bd. XLII. 1888. Ueber die Polarisation der Muskeln und Nerven.

Nerven, so folgt, dass hierdurch die intracerebrale Ausbreitung und Uebertragung sensibler Reize in bestimmter Weise geregelt ist. Weil die motorischen Nerven und die reflectorischen Systeme, die zu deren Ursprungskernen hin Reize übertragen, diejenigen Leitungsbahnen sind, welche zuerst im ganzen Nervensystem fertig werden, so können sie nur allein als functionsreife Nervenstränge eine isolirte Fortpflanzung von Reizen übernehmen, sobald sensible Leitungen ihnen solche zuführen. Nur auf einem bereits fertigen Schienenstrang können, um diesen Vergleich zu gebrauchen, Eisenbahnwagen in bestimmter Richtung auf grössere Entfernungen hin fortbewegt werden; und so erscheint auch hier die Uebertragung sensibler Reize zu einem Muskelapparat hin an dem in jedem Zeitabschnitt fertigen, d. h. markreifen Nervenstrang gebunden. Die Grundeinrichtungen im Nervensystem erscheinen vom Standpunkt der Entwickelung aus als reflectorische und die ersten Aeusserungen seiner beginnenden Function als Reflexacte.

Diese letzteren Verhältnisse sind auf der beigefügten Tafel an zwei schematischen Zeichnungen erläutert. Die Farbenunterschiede in markhaltigen Bahnen entsprechen ungefähr den beobachteten Subtractionsfarben und geben dadurch ein annäherndes Bild von dem Stadium der Markreife zu einer bestimmten Entwickelungszeit.

Fig. 1 giebt die reflectorischen Beziehungen zwischen Hör- und Sehnerv einerseits und dem motorischen Apparat für Kopf- und Augenbewegungen.

Fig. 2 zeigt entsprechende Beziehungen zwischen den hinteren und vorderen Rückenmarkswurzeln.

II. Ueber Beobachtungen an lebenden und frischen Nervenfasern und die Sichtbarkeit ihrer doppelten Contourirung.

Von

H. Ambronn und H. Held.

Die hier mitzutheilenden Beobachtungen haben wir im Laufe vorigen Jahres an Fröschen und an Larven derselben sowie an solchen von Triton und Salamandra maculata und Pelobates machen können. Bei den ausgewachsenen Fröschen haben wir nach dem Vorgange von Cohnheim die markhaltigen Nerven der Zunge und des Mesenterium als bequemes Untersuchungsobject benutzt, bei den anderen die Nervenstämme der Schwanzflosse in deren verschiedenen Stadien der Markreife. In allen Fällen haben wir schliesslich starke Oelimmersionslinsen angewandt. Es handelte sich für uns bei diesen Untersuchungen um ein doppeltes, einmal um die Frage nach dem optischen Verhalten der Markscheide im lebenden Zustand und zweitens um die Frage nach der sogenannten doppelten Contourirung markhaltiger Nervenfasern.

Bezüglich des ersteren Punktes haben Untersuchungen von Valentin, Klebs, Kühne, v. Ebner und Ambronn gezeigt, dass die markhaltigen Nervenfasern eine bestimmte optische Reaction bei Untersuchung im polarisirten Licht zeigen, die sie von anderen Geweben unterschiedlich macht. Diese Untersuchungen, und dann die weiteren von uns sich daran anschliessenden, die des ganzen Zusammenhanges wegen den jetzt vorliegenden vorgedruckt worden sind, haben frische in Kochsalzlösung gebrachte Nerven betroffen, also Markfasern, die erst im überlebenden Zustand zur Beobachtung gelangten. Es blieb also die Frage offen, die wegen der von Henle aufgestellten Theorie der Markgerinnung von grösserer Be-

deutung ist, ob auch die lebenden Nervenfasern, im lebenden Thier direct untersucht, die optische Reaction der Markscheiden zeigen.

Es hat sich bei allen Beobachtungen in derselben Weise herausgestellt, dass die lebenden markhaltigen Nervenfasern dieselbe Reaction geben wie frisch dem Thier entnommene und in physiologischer Kochsalzlösung untersuchte überlebende Nerven, soweit überhaupt eine Markscheide vorhanden war. Bei Gypsplättchen Purpur I erschienen dieselben deutlich roth bis dunkelorange, wenn die Längsaxe des Nerven mit der längeren Elasticitätsaxe des Gypsplättchens parallel lag. Wir haben uns ferner auch überzeugen können, dass der centrale Inhalt der Markröhren, die Axencylindersubstanz, entgegengesetzte Reaction giebt. Aus diesen Beobachtungen an lebenden Nervenfasern folgt also, dass Veränderungen des Nervenmarks, wenigstens optisch noch wahrnehmbare, durch das Herausnehmen von Nervenstämmen aus frisch getödteten Thierkörper und Einbettung in physiologischer Kochsalzlösung nicht bewirkt werden.

Was nun die Frage nach der „doppelten Contourirung“ markhaltiger Nervenfasern anbetrifft, so haben wir die lebenden markhaltigen Nervenfasern an den von uns untersuchten und oben bezeichneten Körperstellen nur bei Betrachtung mit Oelimmersionen deutlich doppelt contourirt gesehen und zwar in allen Fällen, wo uns die vorherige Untersuchung im polarisirten Licht eine deutliche Subtractionsfarbe in der angegebenen Lage gezeigt hatte. Wir können somit die Untersuchungen und Beobachtungen von Pertik, Hans Schulze, Ranvier u. A. in diesem Punkte völlig bestätigen. Wir befinden uns andererseits im Gegensatz zu Henle, Kölliker, Schwalbe u. A., welche den lebenden Nervenfasern einfache Contouren zuschreiben und die doppelte Contourirung als bereits postmortale Veränderung auffassen.

Zur Erklärung dieser Erscheinung stellte Henle die Lehre von der Markgerinnung auf, deren Anfangsstadien in dem doppelten Contour, deren Endstadien im Körnigwerden des Markes sich zeigen sollten. Ohne auf diese Theorie einer Markgerinnung eingehen zu wollen, scheint es uns richtiger zu sein, den Schwerpunkt der ganzen Frage nicht auf Markveränderungen sondern auf optischen Verhältnissen zu basiren. Denn sonst müsste man ja annehmen, dass *intra vitam* Markgerinnung in den Nervenfasern vorkomme, da lebende Nervenfasern unzweifelhaft doppelte Contourirung zeigen. Andererseits kann man sicher postmortale Veränderungen wie Quellung des Markes, Körnelung, Aufblätterung u. s. w. in herauspraeparirten Nerven von dem Bild lebender und lebensfrischer Nerven, eben diesen glatten doppelt contourirten Fasern, unterscheiden. Wir haben Stunden lang an den Nervenfasern der lebenden Batrachierlarven und bei

vollständiger Intactheit der Blutcirculation doppelte Contourirung ohne jede weitere Veränderung im Aussehen beobachten können. Im folgenden wollen wir diesen unseren Standpunkt etwas näher begründen und zeigen, dass so eine einfachere und naturgemässere Lösung der bestehenden Differenzen gegeben werden kann.

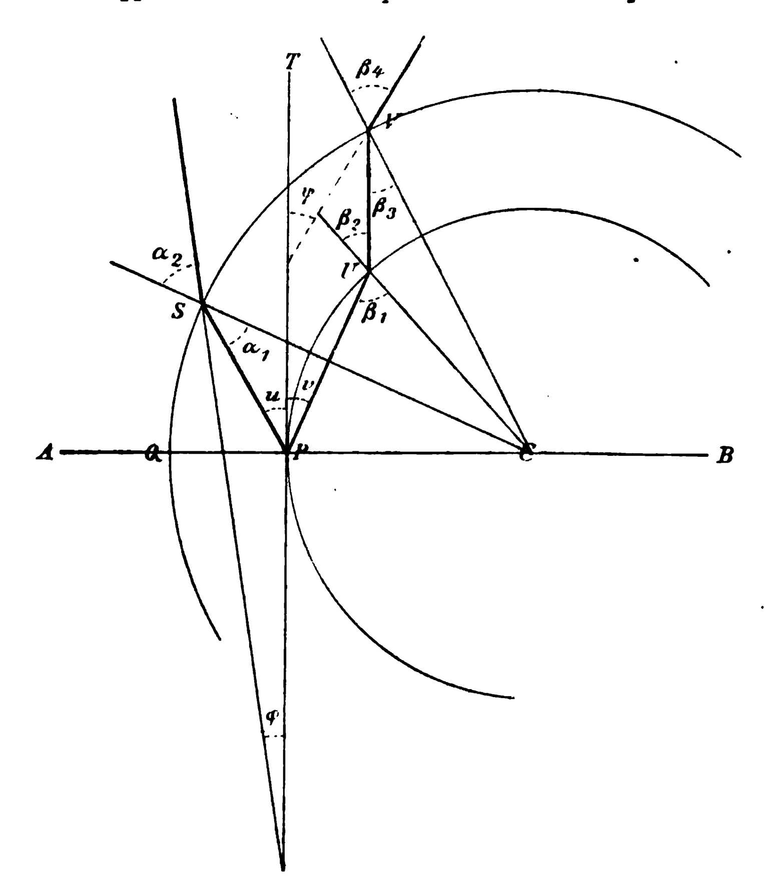
Nach der Abbe'schen Theorie der mikroskopischen Wahrnehmung kann eine Structureigenthümlichkeit irgend eines Objectes stets nur dann abgebildet werden, wenn von dem durch sie erzeugten Beugungsspectrum ein bestimmter Theil in das Objectivsystem aufgenommen wird. Soll demnach der innere Contour eines hohlcylindrischen Objectes, z. B. der Markscheide einer Nervenfaser im mikroskopischen Bilde sichtbar werden, so müssen aus den von der Grenzlinie (z. B. in der Ebene *AB*, s. Fig. 1), zwischen Markscheide und Axencylinder ausgehenden Beugungsbüscheln genügende Antheile in das Objectivsystem hineingelangen. Will man also die Bedingungen untersuchen, unter denen überhaupt eine Abbildung dieser Grenzlinie, des sogenannten inneren Contours stattfinden kann, so muss man zunächst die Frage entscheiden, wie viel von dem ganzen von *P* nach oben ausgehenden Strahlenbüschel, der ja alle für die mikroskopische Abbildung überhaupt in Betracht kommenden, also auch die gebeugten Strahlen enthält, unter bestimmten Voraussetzungen über Oeffnungswinkel des Objectivsystems und des Beleuchtungskegels noch von dem Objectivsystem aufgenommen werden kann.

Eine erschöpfende Behandlung dieser Frage kann allerdings hier nicht gegeben werden, da zu diesem Zwecke ziemlich weitläufige rein theoretische Ausführungen nothwendig sind; die folgenden Betrachtungen sollen sich vielmehr nur auf den ganz speciellen Fall beziehen, dass die optische Axe des Mikroskopes senkrecht zur Axe des Hohlcylinders steht; und ferner soll nur der Verlauf der Strahlen in einer zur Cylinderaxe senkrechten Ebene verfolgt werden. Allerdings sind hierdurch recht erhebliche Einschränkungen bedingt, aber trotzdem lässt sich aus den so gewonnenen Resultaten ganz gut erkennen, welchen Einfluss die Oeffnungswinkel des Objectives und des Beleuchtungskegels, ferner das Verhältniss der Radien des inneren und äusseren Cylindermantels, sowie die Brechungsexponenten der drei in Betracht kommenden Medien haben.

Dass der durch *Q* gehende äussere Contour abgebildet wird, unterliegt keinem Zweifel, er würde nur dann verschwinden, wenn die Brechungsexponenten der Cylinderwandung und des umgebenden Mediums vollkommen übereinstimmten: Die von *P* ausgehenden, oberhalb *AB* in der Richtung nach dem Objectivsystem verlaufenden Strahlen zerfallen in zwei Gruppen: die einen gehen sofort von *P* aus durch die Wandung nach

dem äusseren Cylindermantel, die anderen treten zunächst in das Lumen und erst dann in die Wandung ein. Es empfiehlt sich deshalb, die beiden gesondert zu betrachten.

Es seien ganz allgemein n_1, n_2, n_3, die Brechungsexponenten der drei aufeinander folgenden Medien, ferner r und R die Radien des inneren und äusseren Cylindermantels, u und v beliebige Winkel, unter denen die von P ausgehenden Strahlen gegen die Tangente PT geneigt sind. Für die erste Gruppe von Strahlen sei α_1 der Einfalls- und α_2 der Brechungs-



winkel, ferner φ derjenige Winkel, unter dem der austretende Strahl die Axe des Mikroskops schneidet. Dann gelten folgende Gleichungen:

$$\frac{CP}{CS} = \frac{r}{R} = \frac{\sin\alpha_1}{\cos u} \qquad \sin\alpha_1 = \frac{r}{R}\cos u \qquad \frac{\sin\alpha_2}{\sin\alpha_1} = \frac{n_2}{n_3}$$

$$\sin\alpha_2 = \frac{n_2}{n_3}\cdot\frac{r}{R}\cos u \quad \ldots\ldots\ldots \quad (1)$$

$$\varphi = u + \alpha_1 - \alpha_2 \quad \ldots\ldots\ldots \quad (2)$$

Für die zweite Gruppe von Strahlen seien β_1, β_2, β_3, β_4, die Einfalls- und Brechungswinkel und ψ der Winkel, den der austretende Strahl mit der Axe des Mikroskopes bildet. Dann erhält man folgende Ausdrücke:

$$\frac{\sin\beta_2}{\sin\beta_1} = \frac{\sin\beta_2}{\cos v} = \frac{n_1}{n_2} \qquad \sin\beta_2 = \frac{n_1}{n_2}\cos v$$

$$\frac{CU}{CV} = \frac{r}{R} = \frac{\sin\beta_3}{\sin\beta_2} \qquad \sin\beta_3 = \frac{r}{R}\sin\beta_2 = \frac{n_1}{n_2}\cdot\frac{r}{R}\cos v$$

$$\frac{\sin\beta_4}{\sin\beta_3} = \frac{n_2}{n_3} \qquad \sin\beta_4 = \frac{n_2}{n_3}\sin\beta_3$$

$$\sin\beta_4 = \frac{n_1}{n_3}\cdot\frac{r}{R}\cos v \quad . \ . \ . \ . \ . \ . \ . \ . \quad (3)$$

$$\psi = \beta_4 - (90^0 - 2v - \beta_2 + \beta_3) \quad . \ . \ . \ . \ . \ . \quad (4)$$

Aus Gleichung (1) folgt, dass α_2 imaginär wird, d. h. dass Totalreflexion eintritt, wenn $\frac{n_2}{n_3}\frac{r}{R}\cos u > 1$ wird. Dies kann aber nur unter der Bedingung $n_2 > n_3$, und auch dann nur für bestimmte Werthe von $\frac{r}{R}$ und u eintreten. Ebenso folgt aus Gleichung (3), dass β_4 nur dann imaginär wird, wenn $n_1 > n_3$ und der Werth $\frac{r}{R}$ so beschaffen ist, dass das Product $\frac{n_1}{n_3}\frac{r}{R}\cos v > 1$ werden kann. In beiden Fällen giebt es gewisse Grenzwerthe von u und v, denen keine Werthe von φ und ψ mehr entsprechen.

Alle Strahlen, die unter Winkeln, die kleiner als diese Grenzwerthe, gegen PT geneigt sind, gelangen demnach überhaupt nicht durch den äusseren Cylindermantel hindurch, sondern werden an ihm total reflectirt; ihren weiteren Verlauf innerhalb der Wandung können wir unberücksichtigt lassen.

Ist also $n_2 > n_3$ und $n_1 > n_3$, so können für bestimmte Werthe von $\frac{r}{R}$ aus beiden Gruppen von Strahlen mehr oder weniger beträchtliche Antheile überhaupt nicht zum Objectivsystem gelangen und deshalb auch zum Entstehen einer Abbildung im Mikroskop nichts beitragen.

Aus den Gleichungen (1), (2), (3), (4) lässt sich für jeden beliebigen Fall leicht eine Tabelle ausrechnen, aus der man für alle Werthe von u und v die entsprechenden von φ und ψ ersehen kann. Die Winkel φ und ψ lassen dann zugleich erkennen, ob die unter ihnen austretenden Strahlen von dem benutzten Objectivsystem hinsichtlich seiner numerischen Apertur noch aufgenommen werden können.

Im Vorstehenden sind bis jetzt nur die Strahlen betrachtet worden, die von P aus oberhalb AB verlaufen; ganz dieselben Gleichungen gelten aber auch für die von unten nach P hinzielenden Strahlen, da man ja

den Weg eines Lichtstrahles auch stets in umgekehrter Richtung verfolgen darf. Die für einzelne Fälle ausgerechneten Tabellen geben also auch einen Ueberblick über die Strahlen, die überhaupt durch die untere Hälfte des Hohlcylinders nach P vom Beleuchtungsapparat gelangen können, sie lassen zugleich erkennen, welche Beziehungen zwischen dem Oeffnungswinkel des Beleuchtungskegels und jenen nach P gelangenden Strahlen besteht.

Berücksichtigt man ferner noch, dass die nach P gehenden Strahlen in diesem Punkte an dem innern Cylindermantel theils Brechung, theils totale Reflexion erfahren, so kann man aus jenen Tabellen auch ihren weiteren Verlauf nach oben erkennen. Es seien für die beiden Gruppen die Winkel, unter denen beliebige Strahlen die Mikroskopaxe, ehe sie in das Object eintreten, schneiden u' und v', so existirt für jedes u' und v' ein entsprechender Werth von u und v für die nach oben austretenden Strahlen, soweit ihr Weg durch Brechung oder Reflexion bestimmt ist. Auf diese Weise kann man für jeden unter u' und v' eintretenden Strahl den directen, nur durch Brechung und Reflexion bedingten Verlauf, verfolgen und hieraus ergiebt sich die Lage der sogenannten absoluten Maxima für die einzelnen Strahlenbüschel in der hinteren Brennebene des Objectivsystems, d. h. für die Bilder der einzelnen Bezirke der Lichtquelle, von denen jene Strahlenbüschel ausgehen. Ausser diesen directen Büscheln müssen nun aber noch — und dies ist die hauptsächlichste Bedingung für das Zustandekommen der Abbildung — abgebeugte Büschel in das Objectivsystem eintreten. Innerhalb eines bestimmten Winkelraumes kann aber nach den obigen Voraussetzungen über die Werthe $\frac{r}{R}$, n_1, n_2, n_3 überhaupt kein Strahl von P aus nach oben oder von unten nach P gelangen. Es muss demnach entweder der Oeffnungswinkel des Objectivsystems oder der des Beleuchtungskegels gross genug sein, um sowohl die Aufnahme directer wie auch abgebeugter Strahlen in das Mikroskop zu ermöglichen.

Hierzu kommt noch eine weitere erhebliche Einschränkung, insofern es sich um eine für die praktische Beobachtung brauchbare Abbildung handelt. Die in das Objectivsystem eintretenden Strahlenbüschel müssen die Eigenschaft haben, eine solche Abbildung erzeugen zu können. Nun ist aber eine eigentliche punktweise Abbildung, mit Rücksicht auf die Form der brechenden Flächen, von vornherein ausgeschlossen, da ja für die Beobachtung nur die von der oberen Cylinderhälfte erzeugten virtuellen Bilder der betreffenden Grenzlinie in Betracht kommen können. Von einer brauchbaren „Abbildung" kann also unter den obwaltenden Umständen stets nur insoweit die Rede sein, als die über dem eigentlichen Object liegenden brechenden Cylinderflächen eine solche zulassen.

Bei der Untersuchung von markhaltigen Nervenfasern, in denen die Bedingungen $n_2 > n_3$ und $n_1 > n_3$ jedenfalls erfüllt sind, wenn man sie in der physiologischen Kochsalzlösung eingebettet oder im lebenden Gewebe beobachtet, hängt es also ganz von dem Werthe $\frac{r}{R}$ ab, ob bei bestimmtem Objectivsystem und Beleuchtungskegel der innere Contour abgebildet werden kann oder nicht. Ist die Dicke der Markscheide sehr gering, d. h. nähert sich das Verhältniss $\frac{r}{R}$ der Einheit, so kann man das Resultat der obigen Betrachtungen etwa folgendermaassen aussprechen: Bei engen Beleuchtungskegeln (kleine Blendenöffnung) kann man den inneren Contour der Markscheide nur mit Objectivsystemen von grossem Oeffnungswinkel erkennen, und umgekehrt: bei weit geöffnetem Beleuchtungskegel lässt sich — wenn die Umstände sonst günstig sind — der innere Contour auch schon mit Objectivsystemen von geringerem Oeffnungswinkel erkennen. Am besten ist es also, in zweifelhaften Fällen Objective von grosser numerischer Apertur und nicht zu enge Blendenöffnungen bei der Beobachtung zu benutzen.

Von Vortheil kann es auch sein, die sogenannte Dunkelfeldbeleuchtung hierbei anzuwenden; denn sind in der That zwei Contouren vorhanden, so müssen diese, falls sie nur für das benutzte Objectivsystem überhaupt abbildungsfähig sind, als zwei helle Linien auf dunklem Grunde erscheinen, ist bloss der äussere Contour unter gewöhnlichen Verhältnissen sichtbar, so kann bei Dunkelfeldbeleuchtung auch nur eine helle Linie entstehen. Allerdings ist hierbei zu beachten, dass die Anwendung der Dunkelfeldbeleuchtung bei stärkeren Systemen, in Folge der Einschaltung der oberen Blende, das Auflösungsvermögen der Objective etwas verringert.

Die im Vorstehenden behandelte Frage, die, wie schon erwähnt, hier durchaus nicht in erschöpfender Weise behandelt werden konnte, ist schon von verschiedenen Seiten erörtert worden. Die ausführlichste Darstellung findet sich bei Nägeli und Schwendener,[1] doch ist von ihnen weniger Gewicht auf die Frage gelegt worden, unter welchen Umständen der innere Contour eines Hohlcylinders abgebildet wird, sondern sie haben sich hauptsächlich damit beschäftigt, festzustellen, wie sich das Bild des gesammten Objectes gestaltet; insbesondere wie Licht und Schatten dabei vertheilt sind. Ganz neuerdings ist von B. Friedländer[2] mit Recht darauf hingewiesen worden, dass die Sichtbarkeit des inneren Contours bei Nervenfasern im Wesentlichen abhängt von den Quotienten der beiden Radien

---

[1] *Mikroskop*. II. Aufl. S. 202ff.

[2] Bemerkungen über den Bau markhaltiger Nervenfasern. *Biologisches Centralblatt*. XVI. 5.

und den Oeffnungswinkeln der benutzten Systeme und Beleuchtungskegel, sowie von den Brechungsexponenten der Markscheide uud der Einbettungsflüssigkeit. Friedländer hat jedoch nur eine der hier in Betracht kommenden Bedingungen und auch diese nur für parallel zur Axe des Mikroskopes verlaufende Strahlen erörtert, und es dürfte deshalb wohl gerechtfertigt sein, die vorstehenden ausführlicheren Darlegungen an dieser Stelle noch zu veröffentlichen.

Man kann sich von der Bedeutung dieser erörterten optischen Verhältnisse für die Sichtbarkeit des inneren Contours sehr leicht überzeugen, wenn man geeignete Glascapillaren oder ähnliche Objecte, wie Pflanzenhaare, in bestimmte Flüssigkeiten von differentem Brechungsvermögen eingelegt und nun sowohl Oeffnung des Beleuchtungskegels wie Objectivsystem wechselt. Man sieht dann sehr gut, wie unter den oben auseinandergesetzten Umständen der innere Contour verschwindet, bezw. erscheint, vorausgesetzt nur, dass der Quotient $\frac{r}{R}$, sowie die Brechungsexponenten n_1 n_2 n_3 ein Verschwinden überhaupt ermöglichen. So erklärt sich auch, dass man feine, d. h. sehr dünnwandige, markhaltige Nervenfasern mit Oelimmersionen deutlich doppelt contourirt sieht, einfach dagegen, wenn man Systeme geringerer numerischer Apertur wie Zeiss D benutzt.

III. Ueber experimentelle Reifung des Nervenmarks.

Von

H. Held.

Die Frage nach den inneren Ursachen der Markbildung in Leitungssystemen kann nur experimentell gelöst werden. Die Versuche hierzu liegen natürlich innerhalb gewisser enger Grenzen, weil sie von der Möglichkeit abhängen, dass man von den vielen bei der Markbildung zusammenwirkenden Factoren einzelne experimentell isoliren oder in ihrer Wirkung verstärken kann, um dieselben dann auf noch vollständig oder relativ markarme Leitungsbahnen einwirken zu lassen. Solche den Markbildungsprocess in positiver Weise beeinflussende Factoren müssten dann nach einer gewissen Zeit der Einwirkung auf Axencylinderstränge, die z. B. im Beginn der Markreifung stehen, bewirken, dass dieselben markreifer geworden sind, als gleichalterige Leitungssysteme derselben Art, die nicht experimentell beeinflusst worden sind. Ich verstehe also unter experimenteller Reifung des Nervenmarkes die Steigerung des Markbildungsprocesses unter dem Einfluss experimentell herangebrachter geeigneter Kräfte, also die Zunahme an Markgehalt in einer sich markhaltig entwickelnden Leitungsbahn.

Von den Kräften, welche als innere Ursachen der Markreifung in Betracht kommen können, interessiren in erster Linie die Reize, welche in den Axencylinderzügen der Nervenleitungen laufen und Erregungszustände dieser Protoplasmafäden bewirken. Denn wenn ein allgemeiner innerer Zusammenhang bestehen sollte zwischen der Bildung eines Markmantels und den auf Reize hin erfolgenden Veränderungen des Axencylinderprotoplasmas, so würde sich ausser anderen verstehen lassen, wes-

halb z. B. die nach Läsionen oder Quetschungen von Nerven eingetretene Degenerationen der Markscheiden unter dem Einfluss elektrischer Ströme schneller wieder ausgeglichen werden müssen als sonst. Die wichtigsten Folgerungen liegen aber auf theoretischem Gebiet, wie ich zum Schluss meiner Auseinandersetzungen zu zeigen habe.

Die Erregung einer Leitungsbahn kann entweder direct von ihren Ursprungszellen aus oder von den Axencylinderzügen selber, bezw. deren peripheren Endverzweigungen her erfolgen. In letzterem Fall ist dann noch zu berücksichtigen, ob ein Sinnesepithel vorhanden und als reizvermittelnder Apparat zwischen der erregenden Kraft und dem Axencylinderende eingeschaltet ist, oder ob direct die freien Axencylinderenden, wie z. B. in der Froschzunge, getroffen werden. Diese Unterschiede sind zwar nicht principieller Natur, da es sich nur um die Erregung des Axencylinderstammes, also des Leitungsbahnabschnittes handelt, der später zum markhaltigen Nerven wird; sie sind aber für experimentelle Versuche von grosser Bedeutung, besonders da es sich hier noch um mehr oder weniger unausgebildete, also für äussere Einflüsse sehr empfindliche Körperorgane handelt.

Ich habe für die Reizung noch nicht fertiger Nervenbahnen die Sehnerven neugeborener bis wenige Tage alter Thiere benutzt, die ich vom Sinnesepithel aus durch Belichtung der Retina erregt habe. Man findet hier die denkbar günstigsten Verhältnisse und Vorbedingungen zusammen. Erstens sind die Optici beim $^1/_2$ Tag alten Kaninchen fast vollständig noch aus marklosen Axencylinderzügen zusammengesetzt; noch beim 3 Tage alten Thier ist der Markbildungsprocess nicht über die ersten Stadien hinausgekommen. Zweitens ist die erregbare Endfläche und damit der Querschnitt des beeinflussten Leitungssystemes die grösste unter allen sensiblen Leitungen, die in's Gehirn führen, so dass geringfügige Veränderungen nicht noch durch Beobachtungsschwierigkeiten verdeckt werden können. Endlich gestaltet sich die Methode hier überaus einfach. Sie besteht darin, dass man neugeborenen oder weniger als 3 Tage alten Thieren auf der einen Seite die Lidspalte öffnet. Die Lidspaltenöffnung gelingt mit einem weichen stumpfen Holzstäbchen sehr leicht und meist ohne Blutung, da die verbindenden Zellschichten hier mehr oder weniger nur noch Klebmasse zwischen beiden Lidrändern vorstellen. Die Lidspalte bleibt offen, wenn man dafür Sorge trägt, zuerst mehrmals täglich mit einem mit Wasser getränkten Wattebausch die Lider zu reinigen. In den allermeisten Fällen sind Entzündungen der Conjunctiva nicht aufgetreten; eine in zwei Fällen eintretende heilte bald unter Anwendung dünner Lösungen von Arg. nitric.

Diese so mit einseitiger Lidspaltenöffnung weiter lebenden Thiere habe ich dann in den ersten Tagen mehrmals täglich je 10 Minuten mit

weit geöffneter Lidspalte dem Tageslicht ausgesetzt. Später habe ich in anderen Fällen dieselben bis mehrere Stunden täglich und mit geringen Unterbrechungszeiten, in denen sie der säugenden Mutter zurückgegeben wurden, in einen Glashafen mit Wattelager auf dem Boden oder in einen Drahtkasten in die Nähe des Fensters gebracht und dem so etwas gedämpften Tageslicht ausgesetzt. Letztere Einrichtung ist einfach und bequem und dabei völlig ausreichend, weil die Thiere von selber die Lidspalte offen halten und bald Orientirungsversuche mit Auge und Kopf machen. In einigen Fällen habe ich auch durch leichte Bepinselung der Augenlider mit etwas Collodium ein weiteres und permanentes Offenstehen der Lidspalte bewirkt.

Nach verschieden langer Zeit — die Belichtungszeit schwankt von 5 bis 60 Stunden, das Alter der Thiere zwischen 4 bis 9 Tage — wurde dann bei beiden Sehnerven, dem belichteten und dem unbelichtet gebliebenen, die Reife des Nervenmarks mittelst der oben angegebenen optischen Methode untersucht. Beide wurden zunächst in toto in polarisirtem Lichte untersucht und dann in 160 μ starke Längsschnitte zerlegt, die der Reihe nach mit einander verglichen wurden. Man erhält dadurch ein erschöpfendes und genaues Bild von dem Stadium der Markreife in beiden Sehnerven.

Folgende Zusammenstellung soll eine kurze Uebersicht über das Versuchsmaterial geben:

I. Bei zweien etwas über 3 Tage alten Kaninchen wurde die rechte Lidspalte eröffnet. Die Kaninchen wurden dann fünfmal täglich etwa 10 Minuten ans Licht gebracht und die rechte Netzhaut durch Auseinanderziehen der beiden Lider intensiv beleuchtet. Tödtung derselben nach 6 Tagen. Die Summe der einzelnen Belichtungszeiten beträgt ungefähr 5 Stunden. Bei Untersuchung im polarisirten Licht (Gypsplättchen Purpur I) zeigt sich der linke Opticus *in toto*: orangegelb, der rechte Opticus dagegen gelb. In beiden Sehnerven waren ausserdem lückenartige Züge von markarmen Fasern zu beobachten.

Gefrierschnitte von 160 μ Stärke zeigen ausserdem noch in beiden Nerven folgendes: linker Opticus; viele orangefarbene Fasern und breitere violette Lücken, rechter Opticus: viele orangegelbe und einzelne gelbe Faserzüge und schmälere violette Lücken.

II. Bei vier 3 Tage alten Katzen am 5. April 1895 rechte Lidspalte eröffnet; dieselben wurden am 10. April getödtet. Sie sind in einem Glashafen von Morgens um 8 Uhr bis Abends um 7 Uhr am Licht gewesen; sie wurden Mittags 2 Stunden der Mutter zurückgegeben. Bei zweien permanentes Offenbleiben der Lidspalte; bei den anderen beiden durch leichte Conjunctivitis öftere Verklebung der Lidränder. Durch mehrmalige Auswaschung täglich mit Arg. nitric. ist die Conjunctivitis nach 2 Tagen beseitigt. Summe der einzelnen Belichtungszeiten beträgt ungefähr 50 bis

56 Stunden. Linke Optici *in toto*: orangegelb, rechte Optici *in toto*: gelb. Gefrierschnitte von 160 μ: linke Optici: viele orangefarbene Züge von Fasern durch breite violette Lücken getrennt, rechte Optici: viele orangegelbe und gelbe Faserzüge, violette Lücken spärlicher und schmäler.

III. Bei vier 2 Tage alten Katzen die Lidspalte rechts eröffnet. Durch leichte Collodiumaufpinselung auf beide Augenlider dieselben etwas klaffend erhalten; doch ist reflectorischer Schluss der Lider möglich. Von Morgens bis Abends (3 Stunden Unterbrechung Mittags) im Glashafen am Fenster. Die Summe der einzelnen Belichtungszeiten beträgt etwa 32 St. Tödtung nach 4 Tagen. Linke Optici *in toto* orangeroth, rechte Optici *in toto*: orangegelb.

Die Vergleichung der einzelnen Gefrierschnitte von 160 μ Stärke ergeben gleiche Markreifungsdifferenzen, wobei wiederum das Vorhandensein breiterer violetter Züge bei den unerregten linken Sehnerven zu beobachten war.

IV. Von vier aus einem Wurf stammenden Hunden, werden dreien am zweiten Tag nach der Geburt (22. Januar 1896) die rechte Lidspalte eröffnet. Hund I bleibt fortwährend mit der Hündin im Dunkelraum, Hund II und III werden täglich 9 Stunden in einem Drahtkorb ans Tageslicht gebracht. Die Lidspalten bleiben permanent offen. Am 28. Jan. werden die drei Hunde getödtet. Summe der einzelnen Belichtungszeiten beträgt bei Hund II und III etwa 56 Stunden.

Hund I: linker Opticus *in toto*: orange, rechter Opticus *in toto*: orange. 160 μ starke Gefrierschnitte ergaben keinen Unterschied in der Markreife zwischen linkem und rechtem Sehnerven.

Hund II und III: linke Optici *in toto*: orange, rechte Optici *in toto*: gelb. 160 μ starke Gefrierschnitte ergaben entsprechende Farbendifferenzen und mehr markhaltige Faserzüge in den erregten Sehnerven wie in den unerregten.

Für alle Fälle gültig ist ferner zu erwähnen, dass die centralen Leitungsabschnitte der belichteten Sehnerven markreifer sowohl an Intensität als Masse des Nervenmarks waren wie die peripheren.

Diese gefundenen Resultate zeigen also, dass ein deutlicher, wenn auch nicht sehr beträchtlicher Unterschied in der Markreife zwischen linkem und rechtem Sehnerven in Folge einseitiger experimenteller Eröffnung der Lidspalte entstanden ist. Dass diese Eröffnung der Lidspalte eine Erregung der Sehnerven bedingen muss durch Einfall von Lichtstrahlen und Energieumsetzungen in der Retina, unterliegt wohl keinem Zweifel. Wenn also die höhere Markreife im rechten Opticus als eine Folge der Lichtwirkung und der functionellen Erregung der Retina aufgefasst werden muss, so ist andererseits die ge-

ringere Markreife des linken Sehnerven auf die wegen Lidspaltenverschluss noch nicht eingetretene specifische Netzhautreizung durch Lichtstrahlen zurückzuführen. Mit dieser Erklärung jener beobachteten Differenzen würde dann ferner übereinstimmen, dass ausserordentlich schnell, nachdem Thiere am 9. Tage offene Lidspalten erhalten haben, völliges Markreifwerden der Sehnerven erfolgt.

Man könnte mir einwenden, dass die vorzeitige Lidspalteneröffnung Reize irgend welcher Art schafft, sei es von der Laesionsstelle aus durch Erregung sensibler Epithelnerven, sei es dadurch, dass frühzeitige Bulbusbewegungen reflectorisch erfolgten, die dann intraoculare Drucksteigerungen und damit Druckerregungen der Retina herbeiführten. Solche Erklärungen werden dadurch unmöglich, dass der völlig im Dunkelzimmer gebliebene Hund mit rechtsseitiger Lidspalteneröffnung am 2. Tag nach der Geburt später keine Differenz in der Markreife zwischen beiden Sehnerven zeigte; es fehlte hier eben eine specifische Erregung durch Licht.

Aus diesen durch doppelseitige Versuchsanordnung erzielten eindeutigen Befunden folgt also, dass durch die vorzeitige specifische Erregung einer markhaltig werdenden Leitungsbahn eine schnellere Markreife derselben erreicht wird. Wenn dieser Satz auch zunächst nur für den Sehnerven experimentell als gültig nachgewiesen worden ist, so liegt doch in seinem Inhalt zugleich eine allgemeinere Bedeutung, weil Erregungszustände in allen Nervenleitungen in Folge auf sie einwirkender Reize entstehen müssen. Ich bin überzeugt, dass ebenso z. B. im sich entwickelnden sensiblen Trigeminus eine schnellere Markreifung eintreten würde nach elektrischer Reizung seiner Endverzweigungen in der Haut oder im Acusticus nach frühzeitigeren Erregungen seiner Endapparate im Ohr. Aus diesem nachgewiesenen Verhältniss zwischen Axencylindererregung und Markreifung beim sich entwickelnden Nervensystem erklärt sich jetzt auch die Thatsache, dass die noch ziemlich unreif geborenen Nervensysteme in den Abschnitten des Rückenmarks und des Hirnstammes so relativ schnell markreif und functionsfähig werden, sobald denselben durch die der Aussenwelt offenen Sinnespforten der Körperoberfläche unaufhörlich Reize aller Art zugeführt werden.

Zu diesem markbildenden Factor des Nervenreizes kommen aber nun offenbar als innere Ursachen der Entstehung des Nervenmarks noch eine Summe weiterer Kräfte hinzu. Welcher Art diese sind, ist noch völlig unbekannt; dass aber solche vorhanden sein müssen, darauf weisen bereits diejenigen Beobachtungen hin, welche andererseits eine gewisse Unabhängigkeit der Markbildung von specifischen Axencylindererre-

gungen erkennen lassen. Denn aus der Thatsache, dass die Sehnerven des völlig im Dunkeln gehaltenen Hundes am 8. Tag orangefarbene Markfasern hatten, folgt, dass hier eine nicht durch optische Erregung des Sehnerven bedingte Markreifung eingetreten ist. Auch diejenige, welche in den Sehnerven überhaupt bis zur Selbstöffnung der Lidspalte bei den blindgeborenen und gewisse Tage hindurch blind bleibenden Thieren erfolgt, ist als eine gleiche zu bezeichnen. Ferner sind die Sehnerven neugeborener, aber sehend geborener Meerschweinchen schon ziemlich markreif. Diese also schon intrauterin erfolgende Markreifung ist sicherlich hier eine von Lichtreizen unabhängige. Andererseits aber haben die Beobachtungen von Ambronn und mir ergeben, dass die zuerst markreif werdenden Nervenleitungen hauptsächlich diejenigen sind, welche mit den Muskelmassen des Körpers in Verbindung treten, und dass diese schon lange in der Markausbildung ziemlich fertig sind, bevor in den meisten sensiblen Nerven überhaupt eine Nervenmarkbildung begonnen hat. Dies Gesetz der vorzeitigen Ausbildung der motorischen Nerven scheint so ohne Weiteres nicht mit dem oben ausgeführten Verhältniss der Axencylindererregungen zu den Markbildungsvorgängen übereinzustimmen, weil wir gewohnt sind, uns die Erregungen und Leistungen der motorischen Nerven als Folgewirkungen der durch sensible Nervencentren ihnen zugeführten Reize aufzufassen. Und da, wie oben ausgeführt, die Functionsfähigkeit einer Nervenleitung, ihre Fähigkeit Reize fortzuleiten, an das Vorhandensein einer isolirenden Markhülle gebunden ist, und da die sensiblen Nerven so viel später markreif werden wie die motorischen, so kann eben diese Markreifung nicht eine Folge der ihnen auf sensiblem Wege zugeführten Reize sein, sondern muss auf anderen uns noch unbekannten inneren Ursachen beruhen.

Worin diese bestehen, lässt sich nur vermuthen; es sind wahrscheinlich Ernährungsvorgänge physiologisch-chemischer Art, die bei den zuerst histologisch fertig werdenden Nervenzellen auch zuerst Markbildung an ihren Axencylinderfortsätzen hervorrufen. Bekanntlich werden unter den Neuroblasten gewisse Zellen vor anderen ausgebildet zu den späteren multipolaren und vielverzweigten Nervenzellen, die dann theils zu motorischen Kernen zusammengedrängt die Ursprungszellen der motorischen Körpernerven sind, theils auch die grossen und langen Strangsysteme des Hirnstammes und des Rückenmarkes (Vorderseitenstrangreste) aus sich entstehen lassen. Sicherlich werden die in dieser ganzen Gruppe von Nervenzellen auftretenden Veränderungen zu Axencylindererregungen Anlass geben und damit vielleicht zur Anlagerung des Nervenmarks. Dass in diesen Zellen sehr bald regere Stoffwechselvorgänge stattfinden, darauf weist das frühe Vorkommen von Nissl' Körper in ihnen hin. Welcher Art aber diese Vor-

gänge des Näheren sind, darüber fehlen vorläufig alle Anhaltspunkte. Auffallend bleibt aber diese Parallele zwischen der vorzeitigen histologischen Entwickelung der besprochenen Nervenzellengruppe und der zuerst in den aus ihnen entspringenden Leitungen eintretenden Markreifung.

Von dieser primären Markreifung, wie ich sie bezeichnen möchte, ist also die secundäre zu trennen, die auf Processen beruht, welche durch Leitungserregungen im Axencylinder der Nervenfaser geschaffen werden, und welche sich erst zu einer Zeit geltend machen, wo die innere oder functionelle Ausbildung der Nervenleitungen des Körpers erfolgt. Diese kann, wie vorliegende Untersuchungen zeigen, durch geeignete Factoren experimentell beeinflusst und gesteigert werden; in wie weit ähnliches auch bei jener primären Markreifung möglich ist, das muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Dieser auseinandergesetzte Unterschied zwischen primärer und secundärer Markreifung lässt sich auch bereits aus der Art und Weise erkennen, wie die motorischen Bahnen des gesammten Nervensystems überhaupt sich markreif entwickeln. Naturgemäss zerfallen diese in zwei Gruppen. Von denselben umfasst die eine als untere motorische Sphaere die Ursprungskerne der motorischen Nerven in Rückenmark und Hirnstamm, sowie diejenigen grauen Massen, aus welchen lange reflectorische Systeme entspringen, während die andere die motorischen Felder der Grosshirnrinde enthält.

Erstere Gruppe wird primär, zuerst vor allen anderen Leitungssystemen markreif und functionsfähig, wie gezeigt worden ist. Und wir verstehen hieraus, weshalb die diesen Centren zugeführten sensiblen Reize, sobald solche von den markhaltig werdenden sensiblen Leitungen zugeführt werden können, schliesslich die Muskelgruppen des Körpers in Bewegung setzen müssen, weil sie nur innerhalb dieses fertigen und also fest geschlossenen Leitungsbogens sich fortbewegen können und so zu motorischen Leistungen transformirt werden müssen.

Gegenüber den von den motorischen Stationen des Rückenmarkes und Hirnstammes bewirkten reflectorischen Bewegungen erscheinen die Antriebe aus den motorischen Abschnitten der Grosshirnrinde als viel complicirter und deshalb jenen übergeordnet, weil sie die Resultanten sämmtlicher hier zusammenfliessender sensiblen Leitungen des Körpers sind. Deshalb können auch jene motorischen Reflexstationen durch diese beeinflusst und verändert werden. Nach den Beobachtungen von Flechsig[1] über die Reifung des Grosshirnmarkes, gilt nun bezüglich der motorischen

[1] *Gehirn und Seele.* Zweite Ausgabe. Leipzig 1896.

und sensorischen Abschnitte desselben das umgekehrte Entwickelungsgesetz zu dem, welches durch die obigen Untersuchungen für die entsprechenden Leitungen des Rückenmarkes und Hirnstammes nachgewiesen worden ist. Während in diesen Theilen des Centralnervensystems die motorischen Bahnen vor den sensiblen markreif werden, entwickeln sich die absteigenden motorischen Rindenbahnen erst nach den sensorischen Systemen zu markhaltigen functionsfähigen Leitungen. Wir finden also hier Verhältnisse, welche den oben auseinandergesetzten Bedingungen der secundären Markreifung entsprechen, insofern, als die durch jene markreifen sensorischen Grosshirnleitungen fortgeführten Reize als erregende Kräfte auf diejenigen Nervenzellengruppen einwirken können, aus deren Axencylinderfortsätzen die motorischen Rindenbahnen hervorgehen. Und somit müssen solche der Grosshirnrinde zugeführten Erregungen als markbildende Factoren für die Markreifung in diesen motorischen Bahnen in Betracht kommen, sobald der Reifungsprocess in ihnen angefangen hat.

Aus diesen letzten theoretischen Betrachtungen dürfte hervorgehen, welchen Antheil die im reifenden Nervensystem sich immer mehr ausbreitenden Reize für seine definitive Ausbildung zum fertigen Mechanismus haben; und dass sie als innere Ursachen seiner Markreifung interpretirt werden können und so für das Verstehen der functionellen Entwickelung eines Gehirnabschnittes nach dem anderen von Bedeutung sind, dafür geben die beschriebenen Versuche an den Sehnerven noch blinder Thiere die Grundlage.

Zur Eibildung bei den anuren Amphibien.

Von

J. F. Gemmill,
Assistenten an der anatom. Lehrkanzel an der Universität Glasgow.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Leipzig.)

(Hierzu Taf. X u. XI.)

Die frühen Entwickelungsstadien der Geschlechtsdrüse bei den Anuren sind von vielen Forschern sorgfältig untersucht worden, so namentlich von Goette (1), Hoffmann (2) und Nussbaum (3). Wenn hier aber auch die Hauptthatsachen feststehen, so giebt es doch noch eine Anzahl umstrittener Fragen. Unter diesen ist eine der dunkelsten und zugleich wichtigsten das erste Auftreten der Eier in der jungen weiblichen Geschlechtsdrüse. Hier herrschen weitgehende Meinungsverschiedenheiten über die Veränderungen, welche zur Bildung der Eier aus den sogenannten „Zellnestern" führen, die gegen Ende der indifferenten Periode auftreten. Speciell auf diese Veränderungen habe ich mein Augenmerk gerichtet und möchte in der vorliegenden Abhandlung hauptsächlich folgende Fragen beantworten:

1. Wie bekannt, geht aus jedem Zellnest nur ein einziges oder höchstens einige wenige Eier hervor: Was wird nun aus den zahlreichen Kernen, die das Zellnest Anfangs enthielt?

2. Wie entsteht die Tunica granulosa propria, d. h. die innere Schicht der Follikelhülle?

Zu meinen Untersuchungen habe ich in Sublimat fixirte Larven von Pelobates fuscus benutzt. Ich verdanke dies Material, sowie auch sonstige Unterstützung und Rathschläge Herrn Dr. S. Kaestner in Leipzig.

Das erste charakteristische Merkmal, an dem man ein junges Ovarium von Pelobates erkennt, besteht darin, dass die primitiven Keimzellen in der Nähe der Drüsenoberfläche bleiben, während das Innere der Drüse von

weit lockererem Gewebe ausgefüllt wird, als dies im entsprechenden Stadien beim Hoden der Fall ist (Figg. 2, 3, 4). Um diese Zeit wachsen die Sexualstränge von der Urniere in die Geschlechtsdrüse ein: das Gewebe im Innern der letzteren macht ihnen Platz, indem seine Elemente zu regelmässigen Hohlräumen auseinanderweichen und ein schwammiges Gewebe mit weiten Maschen bilden. Gleichzeitig schiebt sich das Epithel der Sexualstränge in der Weise vor, dass es die Wände der erwähnten Hohlräume allmählich vollständig auskleidet. In diesem Stadium zeigt das Innere des Ovariums auf Querschnitten ein Bild wie es Fig. 2 und 3 wiedergiebt. Die verschiedenen Hohlräume des schwammigen Gerüstes stehen unter einander in Verbindung, auf Querschnitten können sie aber natürlich durch Scheidewände getrennt erscheinen. Diese Scheidewände verschwinden jedoch bald, die Hohlräume verschmelzen, und es bildet sich jetzt eine einheitliche weite Höhle, welche die Drüse in ihrer ganzen Länge durchzieht (Figg. 4 u. 15). Begrenzt wird diese Höhle vom Epithel der Sexualstränge, der Urniere, aus diesem Epithel gehen später (s. unten) die äusseren Follikelhüllen der sich entwickelnden Eier hervor.

Zur Zeit, wo die einzelnen Hohlräume verschmelzen (Fig. 4), beginnt die Bildung der Zellnester aus den primitiven Keimzellen; und zwar charakteristischer Weise aus denen, die in den tieferen Schichten, näher dem centralen Hohlraume, liegen. Der Process beginnt im einzelnen Falle damit, dass eine Keimzelle sich theilt, dann die Tochterzellen und später auch die jüngeren Zellgenerationen sich theilen. Das junge Zellnest bildet eine helle, kuglige Masse, in welcher eine Gruppe dicht gedrängter und in gleichen Abständen vertheilter Kerne liegt, die sämmtlich von gleicher Form sind. Jeder Kern ist von einer kleinen Protoplasmahülle umgeben, welche eine zarte Zellgrenze zeigt (Fig. 6*a*). Jeder Kern besteht aus einer feinen, sternförmigen Chromatinmasse; diese liegt in der Mitte eines hellen Raumes, welcher in den jüngsten Zellnestern durch keine Membran begrenzt ist, aber zum Kern gehört, wie die späteren Veränderungen zeigen. Diese bestehen für den Kern des jungen Eies kurz gesagt darin, dass dessen Chromatinsubstanz sich ausdehnt und ein Netzwerk von auffallender Regelmässigkeit bildet (Fig. 10). Dabei verliert die Masse der Chromatinsubstanz zunächst ihre symmetrische Form und schickt fadenförmige Fortsätze in den umgebenden hellen Raum. Diese Fortsätze vereinigen sich zu einem weitmaschigen Gerüst, von dessen Balken einige die Peripherie des Kernes erreichen, wo jetzt eine deutliche Kernmembran aufgetreten ist. Der geschilderte Decentralisationsvorgang schreitet noch weiter fort, die ursprüngliche Chromatinmasse verliert ihre anfängliche compacte Form immer mehr und wandelt sich schliesslich in ein Kerngerüst um, welches im Centrum wie an der Peripherie von gleicher Regelmässigkeit ist. An den Knoten

des Netzwerkes finden sich rundliche, verschieden grosse Körper von Chromatinsubstanz, die an der Innenfläche der Kernmembran besonders zahlreich und regelmässig sind. Unterdessen hat das umgebende Protoplasma an Menge zugenommen, an Durchsichtigkeit verloren und nach aussen eine deutliche Grenze erhalten. Um seine Aussenfläche sind jetzt unverkennbare Follikelzellen gruppiert (Figg. 12, 13).

Das sind die Veränderungen, welche die sich differenzierende Eizelle erfährt. Was geschieht nun währenddessen mit den übrigen Kernen des Zellnestes? Offenbar haben alle das Bestreben, sich zu Eiern umzuwandeln, denn sie treten sämmtlich in die ersten Differenzirungsstadien ein und selbst bis zu vorgerückteren Stadien gelangen weit mehr Kerne als sich schliesslich Eier finden (Fig. 7 bei *a*). Mit den ersten Veränderungen in den Kernen sind die früher erwähnten zarten Zellgrenzen, welche Fig. 6 zeigte, verschwunden, die einzelnen Zellgebiete sind verschmolzen, und das Protoplasma des Nestes bildet jetzt eine einheitliche Masse, in der die rasch wachsenden und sich differenzirenden Kerne eingebettet sind. Die Veränderungen, welche jetzt eintreten, sind schwer zu verfolgen, und von den einzelnen Forschern, welche sich damit beschäftigt haben, sehr verschieden gedeutet worden. Goette (1) ist der Anschauung, dass eine echte Verschmelzung der Kerne stattfindet, und der schliesslich entstehende scheinbar einheitliche Eikern in Wirklichkeit eine zusammengesetzte Bildung ist. Hoffmann (2) sagt einfach, dass ein Kern die anderen in der Differenzirung überholt und zum Kern der Eizelle wird, während die übrigen eine Rückbildung erfahren, zu Follikelzellen werden und an der Bildung der „Granulosa" sich betheiligen. Nussbaum (3) ist zu demselben Ergebniss gelangt, fügt aber hinzu, dass das junge Ei in einigen Fällen und Stadien zwei oder selbst drei Kerne oder Keimbläschen enthalten, und dieselbe Follikelhülle mehr als ein Ei umschliessen kann. Bataillon (5) vertritt die Ansicht Goette's in etwas modificirter Form. Nach ihm gewinnt bald ein Kern die Oberhand und absorbirt die anderen: Bataillon sieht in dem Vorgang eine Verschmelzung, und zwar eine Verschmelzung von Elementen, die durch vorübergehende Theilung von einer und derselben primitiven Keimzelle abgespalten wurden, aber niemals vollkommene Selbständigkeit erlangten.

Dieselbe Unklarheit, wie bei der Eibildung der Amphibien, herrscht bei der der Selachier [S. Born (4)]: Hier wurde Semper (6) durch seine Beobachtungen zu ähnlichen Ergebnissen geführt, wie Hoffmann bei den Amphibien, nämlich, dass aus einem Zellnest ein Element sich zum Ei umbildet, während die übrigen zu Follikelzellen werden. Balfour (7) dagegen glaubt, dass die Follikelzellen der Selachier vom undifferenzirten Keimepithel der Umgebung stammen, die Elemente der Zellnester aber

entweder zu Eiern werden oder, wenn dies nicht angeht, zerfallen und als Nahrung dienen.

Meine Beobachtungen an Pelobates haben mich überzeugt, dass die Vorgänge in ihrer Gesammtheit keine eindeutige Erklärung zulassen, vielmehr das Schicksal der einzelnen Bestandtheile eines Zellnestes in verschiedenen Fällen verschieden ist. In ihrem tiefsten Grunde sind natürlich die dabei wirksamen Ursachen unbekannt, ein offenbar wirksamer Factor ist jedoch der Raum, welcher in jedem einzelnen Falle für Wachsthum und Entwickelung zur Verfügung steht. Die folgende Beschreibung bezieht sich auf die Zellnester von sehr jungen Ovarien, die eben erst das Stadium der Indifferenz überschritten haben. Alle Kerne eines derartigen Zellnestes treten in die ersten Stadien der Differenzirung ein, bis zu der späteren gelangen gewöhnlich nur eine geringe Anzahl, zuweilen aber doch noch vier bis fünf. In der Regel geht aus einem Zellnest nur ein Ei hervor, und zwar durch directe Entwickelung aus einem der Elemente des Zellnestes. Von den übrigen Elementen bilden sich einige wieder zurück und betheiligen sich an der Bildung der „Granulosa", der Rest aber geht zu Grunde. Das Schicksal der einzelnen Elemente hängt davon ab, wie weit im einzelnen Falle die Differenzirung bis zu dem Augenblick fortgeschritten war, wo das zukünftige Ei dauernd zur Herrschaft gelangte: Die im Wettlauf zurückgebliebenen Elemente können sich der untergeordneten Rolle von Granulosazellen anpassen, diejenigen aber, welche den Wettstreit länger ausgehalten haben und über bestimmte Grenzen der Differenzirung hinausgekommen sind, haben einen regelrechten „Kampf ums Dasein" zu bestehen; sie müssen sich entweder zu Eiern entwickeln oder, wenn das nicht gelingt, zerfallen und den siegreichen Zellen zur Nahrung dienen. Spuren von derartigen zerfallenden Kernen sind im Protoplasma, welches das junge Ei umgiebt, lange Zeit nachzuweisen: sie bilden hier helle Räume, in denen ihr mehr oder weniger zerstörtes Kerngerüst sichtbar ist. Zuerst verliert das Netzwerk seine scharfen Contouren und seine Regelmässigkeit, dann verschwindet der helle Raum, und es bleiben nur zerstreute Knoten und Fadenreste zurück (Fig. 11).

In nicht wenigen Fällen geht jedoch mehr als ein Ei aus einem Zellnest hervor, und es ist nichts Ungewöhnliches, wenn zwei, drei oder gar vier Eier auf diese Weise entstehen. In solchen Fällen ist offenbar mehr Raum vorhanden: das Zellnest dehnt sich aus und verliert seine isolirte Form. Seine grössten und bestentwickelten Kerne erhalten jeder eine Protoplasmahülle und rücken weiter aus einander, während gleichzeitig von der Peripherie her Zellen eindringen, die die einzelnen Kerne noch weiter von einander trennen und ihnen ihre Granulosahülle liefern (Fig. 9). Diese letztgenannten Zellen bestehen zum Theil aus Elementen, die vom Zellnest

übrig geblieben sind, zum Theil aus indifferenten Zellen des Keimepithels.

Die Schnitte, welche Zellnester zeigen, aus denen mehr als ein Ei hevorgeht, sind gleichzeitig diejenigen, an welchen in der Umgebung die meisten Anzeichen eines Kampfes ums Dasein zwischen den Kernen sich beobachten lässt, der, wie früher beschrieben, zum Untergang der Einen und zum Ueberleben der Anderen führt. Derartige Vorgänge finden sich aber, wie oben erwähnt, besonders in sehr jungen Ovarien, in einem Stadium, wo der für die weibliche Geschlechtsdrüse der Amphibien charakteristische Hohlraum noch sehr gross ist, und die Drüse fast noch gar kein bindegewebiges Stroma enthält, Bedingungen, welche eine ungehinderte Ausdehnung gestatten, mithin secundär zur Differenzirung anregen (Figg. 8. 9). In älteren Drüsen, wo das bindegewebige Stroma zugenommen hat und der centrale Hohlraum nahezu verschwunden ist, findet immer noch Eibildung aus Zellnestern statt, es fällt aber jetzt zweierlei auf: erstens ist die Zahl der Kerne in den Zellnestern gewöhnlich kleiner als in früheren Stadien, und zweitens gelangt das zukünftige Ei früh zur Herrschaft, während die umgebenden Kerne sich nicht weiter differenziren und naturgemäss die Rolle von Granulosazellen übernehmen (Figg. 12, 13).

Nach dieser Darstellung erscheint die Eibildung als eine vom Zufall abhängige Kette von Vorgängen. Ich bin jedoch überzeugt, dass die mannichfaltigen und einander oft widersprechenden Bilder, welche das Studium von Schnittserien gewährt, ungezwungen zu obigen Schlüssen führen und keine einfachere Erklärung zulassen. Dazu kommt, dass alle erwähnten Vorgänge bereits früher von verschiedenen Beobachtern beschrieben worden sind: nur dass immer einem einzelnen Vorgang die ausschliessliche Rolle bei der Eibildung zugeschrieben wurde, während er in Wirklichkeit nur einen Einzelfall aus einer Reihe von Möglichkeiten darstellt.

Nach meiner Auffassung ist freier Raum und genügender Platz zur Ausdehnung mindestens ein wichtiges Symptom der unbekannten Ursachen, welche das Schicksal des Zellnestes bestimmen. Das steht durchaus im Einklang mit dem specifischen Bau des jungen Ovariums: denn während dieses einen weiten centralen Hohlraum besitzt und des Bindewebes sowohl in der Form einer Kapsel als in der eines Stroma fast vollkommen entbehrt, besitzt ein Hoden von demselben Alter keinen centralen Hohlraum, dagegen ist er voll dichtgedrängter Zellen, besitzt eine ansehnliche, bindegewebige Kapsel und ist von ebenfalls bindegewebigen Scheidewänden durchzogen (Fig. 5).

Besonders auffallend ist in diesem Zusammenhang der weite centrale Hohlraum des jungen Eierstocks (Fig. 15). Wie Hoffmann hervorhebt, bildet er den frühesten Anhaltspunkt für die Bestimmung des Geschlechtes der

Drüse. Er wird begrenzt von Epithel. Dieses stammt aus den von der Urniere her in die Geschlechtsdrüse einwachsenden Sexualsträngen, der Hohlraum ist also homolog den Ausführungsgängen des jungen Hodens. Während aber das entsprechende Gebilde im Eierstock, wo es bald verschwindet, Anfangs einen weiten Hohlraum bildet, der die Drüse in ihrer ganzen Länge durchzieht, tritt es im Hoden, wo es bestehen bleibt, Anfangs in Form eines Systems von engen Kanälen auf (Figg. 14, 16).

Die Entstehung der inneren Schicht des Follikels ist bereits beschrieben. Was die äussere Schicht betrifft, so kann ich die Angabe Hoffmann's bestätigen, dass sie von den Zellen gebildet wird, die den centralen Hohlraum begrenzen und selbst wiederum von den Sexualsträngen der Urniere abstammen. Diese Zellen bilden Anfangs ein cubisches Epithel (Figg. 2, 3, 4) mit runden oder ovalen Kernen, im weiteren Verlauf der Entwickelung werden sie jedoch abgeflacht, ihre Kerne nehmen Spindelform an, und das Epithel wandelt sich in eine ungemein dünne Zellschicht mit schlanken Kernen um. Unterdessen springen die jungen, im Wachsthum begriffenen Eier mit ihrer Tunica granulosa in den Hohlraum vor: dabei schieben sie dessen Epithel vor sich her und umhüllen sich allmählich mit demselben (Figg. 12, 13). Zu beobachten ist auch, wie das Epithel sich zwischen die Eier schiebt, die in den oberflächlichen Schichten zur Entwickelung gelangen; es ist aber bald vom Bindegewebe nicht mehr zu unterscheiden.

Litteraturverzeichniss.

1. Goette, *Entwickelungsgeschichte der Unke.* 1875.

2. Hoffmann, Zur Entwickelungsgeschichte des Urogenitalsystems bei den Anamnia. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* Bd. XLIV. 1886.

3. Nussbaum, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XXXVIII. 1880.

4. Born, Die Entwickelung der Geschlechtsdrüsen. *Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte.* Bd. IV.

5. Bataillon, Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphoses des amphibiens anoures. *Annales de l'université de Lyon.* Tome II.

6. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen. *Arbeiten aus dem zoologisch-anatomischen Institut zu Würzburg.* Bd. II.

7. Balfour, *A monograph on the development of the elasmobranch fishes.* 1878.

Erklärung der Abbildungen.
(Taf. X u. XI.)

Buchstabenbezeichnungen.

a = Zellnester in den verschiedenen Entwickelungsstadien, wie sie im Text beschrieben sind.
b = Epithel des centralen Hohlraumes bezw. seiner Theile.
c = Epithel der Leibeshöhle.
fc = Follikelzellen (innere Schicht).
m = Mesenterium.
ov = fertig differenzirtes Ei.
prc = primitive Keimzellen.
sc = Sexualstränge (aus der Urniere).
vr = Vena revehens.
wb = Wolff'scher Körper (Urniere).

Sämmtliche Zeichnungen stammen von Pelobates fuscus, einem Anuren, bei welchem das Geschlecht noch vor dem Verlust des Schwanzes sich differenzirt. Pelobates scheint sich hierin von der Mehrzahl der Anuren zu unterscheiden. Vgl. Hoffmann (2).

Zwischen Grösse und allgemeinem Entwickelungszustand der Larven einerseits und dem Differenzirungsgrad der Geschlechtsdrüsen andererseits scheinen keine festen Beziehungen zu bestehen.

Taf. X.

Fig. 1. Querschnitt durch einen jungen Hoden, zum Vergleich mit dem Entwickelungsstadium des Ovariums in Fig. 4.

Die Figg. 1, 5 und 14 bilden eine Serie von Entwickelungsstadien des Hodens, die zu vergleichen ist mit den übrigen von Ovarien genommenen Figuren.

Figg. 2 und 3. Querschnitte durch einen jungen Eierstock. Die Schnitte zeigen die Bildung der Hohlräume im Innern der Drüse und deren Epithel, welches aus den Sexualsträngen hervorgegangen ist.

Fig. 4. Querschnitt durch ein noch etwas älteres Ovarium. Beginnende Bildung von Zellnestern. Die einzelnen Hohlräume sind nahezu verschmolzen.

Fig. 5. Querschnitt durch einen etwas älteren Hoden als in Fig. 1.

Fig. 6. Querschnitt durch ein wenig älteres Ovarium als Fig. 4. Bei *a* ein typisches junges Zellnest. Zwischen den einzelnen Kernen sind zarte Zellgrenzen vorhanden, die bei Glycerineinbettung sichtbar werden.

Fig. 7. Querschnitt durch denselben Eierstock wie Fig. 6. Bei *a* ein etwas älteres Zellnest, dessen Elemente in ungleichen Differenzirungsstadien sich befinden.

Fig. 8. Ein etwas jüngeres Ovarium als das vorige. Bei *a* ein weit differenzirtes Zellnest mit mehreren Eiern.

Fig. 9. Dasselbe Ovarium. Man sieht Zellnester in verschiedenen Differenzirungsstadien und bei *p* Elemente eines Zellnestes, die offenbar zu Follikelzellen werden.

Taf. XI.

Fig. 10. Zeigt die verschiedenen Entwickelungsstadien, die ein einzelnes Element des Zellnestes bei seiner Differenzirung zum Ei durchmacht.

Fig. 11. Junges Ei. Bei *r* liegt in seinem Protoplasma ein zerfallender Kern, der im Begriff ist, resorbirt zu werden.

Figg. 12 und 13. Querschnitte durch ältere Eierstöcke. Die Bilder zeigen, wie das Epithel des centralen Hohlraumes sich abflacht und zu einer äusseren Follikelhülle für die am tiefsten gelegenen in den Hohlraum vorspringenden Eier wird. Bei Fig. 13 ist der Hohlraum fast verschwunden, an seine Stelle treten die wachsenden Eier.

Fig. 14. Querschnitt durch den Hoden einer Larve von demselben Alter wie die weibliche von der der Eierstock Fig. 12 stammt.

Fig. 15. Die Eierstöcke Figg. 8 und 9 bei schwacher Vergrösserung.

Fig. 16. Der Hoden Fig. 14 bei schwacher Vergrösserung.

Zur Lehre von dem Athmungsmechanismus beim Frosch.

Von

Dr. E. Gaupp,

Privatdocent und Prosector am vergleichend-anatomischen Institut zu Freiburg i. Br.

Vor Kurzem veröffentlichte ich (12)[1] eine Mittheilung, in der ich meiner Ueberzeugung Ausdruck gab, dass die bisher angenommenen „Nasenmuskeln“ des Frosches thatsächlich nicht vorhanden seien. Diese Erkenntniss legte natürlich die Frage nahe, in welcher Weise dann die an jedem Frosche leicht zu beobachtenden Bewegungen der Nasenflügel zu Stande kämen. Die Versuche, die ich zur Beantwortung dieser Frage anstellte, führten mich zu Beobachtungen über den gesammten Respirationsmechanismus beim Frosche überhaupt. Die nach Abschluss dieser Beobachtungen vorgenommene Durchsicht der Litteratur ergab dann, wie das ja nicht anders zu erwarten war, dass nicht nur der Mechanismus im Ganzen, sondern auch in den meisten Einzelheiten bereits von verschiedenen Seiten beobachtet und genau beschrieben worden ist. Wenn ich mir trotzdem erlaube, meine eigenen Befunde hier in extenso zu veröffentlichen, so geschieht es einmal, weil ich meine Beobachtungen in der Hauptsache anstellte, bevor mir irgend eine der früheren Arbeiten bekannt war, und ich somit eine Bestätigung früherer Angaben geben kann, die vielleicht nicht unerwünscht ist, da doch hin und wieder noch Zweifel an der Richtigkeit der bisherigen Auffassung geäussert werden, dann aber, weil ich in einigen Punkten die bisherigen Beobachtungen ergänzen, ja, einige nicht unwichtige Thatsachen als ganz neu den Resultaten der bisherigen Forschung beifügen kann.

So glaube ich also auch dem in der Frage Bewanderten einiges Neue zu bringen; andererseits ist, da die bisherige Litteratur sich fast ausschliess-

---

[1] Die Ziffern hinter Autorennamen beziehen sich auf das am Schlusse befindliche Litteraturverzeichniss.

lich in physiologischen Zeitschriften zerstreut findet, eine Wiederholung bekannter Thatsachen und ein kurzes Eingehen auf die historische Entwickelung der Frage in einem Blatte mit wesentlich anatomischem Leserkreis wohl gestattet.

I. Historischer Ueberblick.[1]

Nachdem schon Swammerdam (29), Malpighi (20), Morgagni (25), Laurenti (19) die auffallende Thatsache, dass die Lungen des Frosches nach Eröffnung des Thorax nicht zusammenfallen, vielmehr weiter ausgedehnt werden können, bemerkt und in der Hauptsache richtig auf den eigenthümlichen Athemmechanismus des Thieres zurückgeführt hatten, gab vor 100 Jahren (1794) Townson (30) zum ersten Male eine genaue Beschreibung und Zergliederung dieses Mechanismus, und stellte bereits die wichtigsten Momente fest: die zweierlei Arten von Kehlbewegungen, von denen nur die starken mit Nasenschluss und Kehlkopföffnung verbunden seien, die Betheiligung der Bauchmuskeln an der Exspiration, die Unfähigkeit des Frosches, bei geöffnetem Maule zu athmen, kurzum, er begründete die Auffassung, dass wir es hier mit einem Mechanismus zu thun haben, bei dem die Luft durch die Compression der Mundrachenhöhle bei geschlossenen Nasenlöchern, nach Art eines Schluckmechanismus, in die Lungen gepresst werde. In seinen Leçons gab dann Cuvier (6) eine Darstellung des Respirationsmechanismus auch beim Frosche, die sich ganz den Townson-schen Vorstellungen anschliesst. Der Versuch Haro's (13, 1842), den Respirationsmechanismus auch bei den Fröschen nach dem für die höheren Wirbelthiere gültigen Schema, als Saugpumpen-Mechanismus (im Gegensatz zu dem bisher angenommenen Druckpumpen-Mechanismus) zu erklären und die Bewegungen des Zungenbeins und des Sternums lediglich als Brusthöhlen-erweiternde und -verengernde Kräfte in Anspruch zu nehmen, ist dann 1845 von Panizza (26) in scharfsinniger und ausführlicher, unzweideutiger Weise zurückgewiesen worden. Panizza begründete auf's Neue die Lehre von dem Druckpumpen-Mechanismus bei den Fröschen, d. h. von dem Verschlucken der Luft bei geschlossenen Nasenlöchern.[2] Ihm folgte

[1] Eine genaue Zusammenstellung der Litteratur findet sich bei Heinemann (14) und H. Newell Martin (22) (Letzterer berücksichtigt die ganze Litteratur bis 1878). Nach den beiden genannten Autoren referire ich über die Litteratur, die mir nicht selbst zugänglich war (im Litteraturverzeichniss durch einen * kenntlich gemacht).

[2] Beweisend sind vor Allem folgende Thatsachen: 1. Trotz krampfhafter Athemanstrengungen füllen sich die Lungen nur sehr wenig mit Luft, wenn man die Ränder der Nasenlöcher zerstört. 2. Dasselbe ist der Fall, wenn die Trommelfelle zerstört sind. Dagegen füllen sich die Lungen schon nach wenigen Athembewegungen wieder mit Luft, wenn man die Trommelhöhlen wieder mit den Fingern verschliesst. 3. Auch

Heinemann (14) 1861 mit einer ebenfalls sehr ausgezeichnet gründlichen experimentellen Untersuchung, die dieselbe Auffassung ergab, aber einige Einzelpunkte besonders behandelte, unter Anderem auch den Einfluss des N. vagus auf die Respiration. — Seitdem sind Bedenken gegen diese Auffassung nicht wieder erhoben, und nur einige Specialpunkte noch besonders behandelt worden. Von anatomischer Seite wurde die Frage bearbeitet durch J. G. Fischer 1864 (9), dessen Arbeit, wie es scheint, den Physiologen nicht bekannt geworden ist. Von Letzteren haben sich an dem weiteren Ausbau betheiligt: Milne-Edwards (24), P. Bert (1), Heinemann (15, 16), H. Newell Martin (22) und neuerdings (1881) N. Wedenskii (32). Eine volle Einigung über alle Fragen, besonders über das zeitliche Verhältniss der einzelnen Phasen des Actes zu einander, ist noch nicht gewonnen; dies liegt einerseits wohl daran, dass, wie Wedenskii hervorhob, in der That Verschiedenheiten im Typus vorkommen (auch bei demselben Thiere), andererseits in der Schwierigkeit der Zerlegung des ganzen Actes in seine sich sehr rasch folgenden Momente.

Hier wäre ein geeignetes Object für die Verwendung der Momentphotographie gegeben.

II. Jetziger Stand der Frage und eigene Beobachtungen.

Nach dem jetzigen Stand der Frage ist soviel sicher begründet:

Alle Respirationsbewegungen des Frosches vollziehen sich bei fest geschlossenem Maule; die Luft streicht nur durch die Nasenlöcher hin und zurück. Zwei Arten von Bewegungen, die im Dienst der Respiration stehen, sind zu unterscheiden: 1. Die leichten oberflächlichen Schwankungen der Kehle, die sich bei geschlossenem Aditus laryngis vollziehen und nur von einem leichten Schwanken an den in der Hauptsache geschlossenen Nasenlöchern begleitet sind — „oscillirende Kehlbewegungen“. Sie schaffen, soviel ist ganz klar, keine Luft in die Lungen, stehen also zur „Lungenrespiration“ in keiner directen Beziehung, vollziehen sich vielmehr in den Pausen zwischen den eigentlichen Respirationsbewegungen, und zwar während die Lungen sich in gefülltem Zustand befinden (die Respirationspausen

die interessante Erscheinung, dass Frösche, denen der Aditus laryngis verschlossen ist, sich durch krampfhafte Athemanstrengungen den Darm voll Luft pumpen, spricht dafür. — Das Cardinalexperiment von Haro ist folgendes: Frösche, denen man die Haut der Kehle, die Muskeln des Mundhöhlenbodens und die Schleimhaut zerstört hat, und bei denen die Zunge durch den zerstörten Mundhöhlenboden heraushängt, schaffen durch verstärkte und vermehrte Bewegungen des Zungenbeinknorpels immer noch ein gewisses Quantum Luft in die Lunge, wenn auch lange nicht mehr so viel wie vorher. — Das Experiment ist von Panizza bestätigt.

treten im Inspirationszustand der Lungen ein). 2. Eigentliche Athembewegungen, die von Zeit zu Zeit (in unregelmässigen, von sehr verschiedenen Factoren abhängigen, Intervallen) die einförmige Reihe der oscillirenden Bewegungen unterbrechen. Sie sind in drei ganz verschiedene Phasen zu zerlegen (die sich zeitlich allerdings in sehr verschiedener Weise folgen, ja selbst gegenseitig in ihrem Effect vernichten können, wie die schönen Untersuchungen von N. Wedenskii zeigen); ich will diese Phasen als Aspiration, Exspiration, Inspiration unterscheiden. *a*) Aspiration von Luft durch die geöffneten Nasenlöcher in die Mundrachenhöhle, durch Erweiterung der Letzteren bei geschlossenem Aditus laryngis. *b*) Exspiration aus den Lungen in diese erweiterte Mundhöhle hinein, bei geöffnetem Aditus laryngis, hauptsächlich durch Contraction der Bauchmuskeln. *c*) Unmittelbar auf die Exspiration folgende Inspiration der nunmehr in der Mundrachenhöhle befindlichen Luft in die Lungen, durch Verengerung der Mundrachenhöhle bei geschlossenen Nasenlöchern und geöffnetem Aditus laryngis. — Der gewöhnliche Rhythmus ist: Pause mit oscillirenden Bewegungen. — Aspiration durch Erweiterung der Mundhöhle; am Ende derselben Exspiration und dann blitzschnell folgende Inspiration. — Pause u. s. w.

Ich lasse nunmehr meine eigenen Beobachtungen, die sich auf die eigentlichen Athembewegungen[1] beziehen, folgen und füge die Besprechung der Litteraturangaben gleich den einzelnen Punkten bei.

---

[1] Die Bedeutung der oscillatorischen Kehlschwankungen, diese seit Martin-St.-Ange (23) viel ventilirte Frage, ist in jüngster Zeit durch sehr interessante Beobachtungen von Marcacci (21) dahin aufgeklärt worden, dass durch die Mundhöhlenschleimhaut ein Gasaustausch stattfindet, der wichtiger ist, als die durch die Haut geleistete Athmung. Bestätigt wird diese wichtige Angabe durch das Ergebniss von Camerano (5), dass bei Spelerpes fuscus und Salamandrina perspicillata, die zu den seit einigen Jahren bekannten „lungenlosen" Amphibien gehören, die Lungenathmung durch die Mundhöhlenathmung ersetzt ist (die betreffenden Thiere zeigen sehr lebhafte Kehlschwankungen), und dass die Hautathmung daneben keine wesentliche Bedeutung besitzt. Unter diesem Gesichtspunkt wird dann auch das Vorhandensein der Kehlschwankungen bei Sauriern, Schildkröten, Krokodilen sowie bei Vögeln verständlich, und damit eine von Heinemann (16), dem wir besonders zahlreiche Beobachtungen über diesen Punkt verdanken, früher geäusserte Vermuthung bestätigt. — Uebrigens scheint mir, dass diese Bewegungen auch als rein mechanisch „ventilirende" von Werth sein müssen. Denn da der Athmungsmechanismus des Frosches es mit sich bringt (was übrigens von P. Bert und Martin auch direct gezeigt worden ist), dass der Frosch bei der „Inspiration" ein Gemisch von dreierlei Luftarten: 1. der fortwährend in der Mundhöhle befindlichen, 2. der soeben erst aus den Lungen exspirirten, und 3. der in die Mundhöhle aspirirten Luft in die Lungen herunterschluckt, so wird eine fortwährende Verbesserung des Quantum Nr. 1 durch jene oscillatorischen Bewegungen auch der Qualität des ganzen Gemisches zu Gute kommen.

1. Zeitpunkt der Exspiration. Eine Bestätigung der Thatsache, dass im ersten Augenblick der Kehlkopföffnung zunächst die Exspiration erfolgt, ergab folgende Beobachtung. Ich hatte dem Frosch den Kopf durch die in's Maul gesteckte Scheere dicht hinter den Augen quer abgeschnitten.[1] Beim Abspülen des Blutes war Wasser in dem hinteren Theil der Rachenhöhle stehen geblieben. In diesem stiegen, als sich der Aditus laryngis öffnete, Luftblasen auf. Dies hörte bald auf; die Athembewegungen vollzogen sich zwar regelmässig, mit Oeffnung des Aditus laryngis, aber Luftblasen drangen aus den Lungen nicht mehr hervor, da Letztere offenbar schon durch die ersten Exspirationsbewegungen entleert waren, und die Inspirationsbewegungen wegen des offenen Maules und der vor dem Aditus laryngis befindlichen Flüssigkeitsschicht keine neue Luft in die Lungen schaffen konnten. Darauf füllte ich künstlich die Lungen mit Luft durch einen in den Aditus laryngis eingeführten Tubulus: auf's Neue Aufsteigen von Luftblasen im Augenblick der Kehlkopföffnung.

Dieses Resultat, dass die Exspiration unmittelbar der Inspiration vorangeht und von kurzer Dauer ist, haben alle anderen Untersucher auch gehabt, ausser Burdon Sanderson (27), dessen gegentheilige Ansicht von Martin zurückgewiesen wurde. Die obige Beobachtung bestätigt durchaus die von Panizza, der bei Beginn der Kehlkopföffnung eine leichte Feder durch die ausgestossene Luft fortgeblasen sah.

2. Muskelmechanismus bei der Erweiterung und Verengerung der Mundrachenhöhle.[2] Am decapitirten Frosche beobachtet man bei dem gewöhnlichen Athemtypus als erstes Zeichen des beginnenden Respirationsactes ein Herabsteigen des Bodens der Mund- und Rachenhöhle, besonders in seinem hinteren Abschnitt, der den Kehlkopf enthält. (Dieser Bewegung entspricht die schon äusserlich sichtbare Kehlvorwölbung.) Am Schlusse dieses Heruntertretens öffnet sich der Aditus laryngis, die Luft strömt aus den Lungen aus, und gleich darauf wird der ganze Mundhöhlenboden mit dem weit geöffneten Kehlkopf rasch nach vorn geführt

[1] Decapitirt man den Frosch dicht hinter den Augen, so kann man in günstigen Fällen an dem stehen gebliebenen Mundhöhlenboden die Respirationsbewegungen lange und gut beobachten. Die Lage des Schnittes und accidentelle Verhältnisse, so die Lebhaftigkeit der Athembewegungen vor der Decapitation, die wieder unter Anderem von der Temperatur sehr abhängig ist, spielen natürlich hier mit. Was die Lage des Schnittes anlangt, so ist die Verletzung des dritten Trigeminusastes besonders zu vermeiden, wie gleich zu zeigen sein wird.

[2] Ich möchte bemerken, dass ich hier nur die direct betheiligten Muskeln behandeln will, die accessorischen Bewegungen (Hebung des Kopfes bei der Aspiration, Einziehen der Augen zum Zweck energischer Verengerung der Mundhöhle u. a.) aber übergehe.

und gehoben. Es ist das die Bewegung, durch welche bei geschlossener Mundhöhle die Luft in die Lungen geschafft wird. Der Kehlkopf wird dabei geradezu der Luft entgegengeführt, er schöpft, wenn ich mich so ausdrücken darf, die Luft auf. —

Von dem Muskelmechanismus war Eins sofort zu constatiren, was ich bei allen anderen Beobachtern vermisst habe: dass nämlich im Augenblick jeder Hebung des Mundhöhlenbodens sich die Kaumuskeln energisch contrahirten. Ich komme darauf zurück.

Um den Antheil der übrigen Muskeln festzustellen, praeparirte ich die Kehlenhaut herunter. Dabei zeigte sich, dass, wie zu erwarten, der M. submaxillaris und M. subhyoideus sich bei der Hebung des Mundhöhlenbodens mit contrahirten. Das Episternum machte die Bewegungen der Kehle mit. Ich hatte von vornherein die Vorstellung, dass der Subhyoideus und Submaxillaris eine Hauptrolle bei der Hebung spielen müssten; diese erwies sich aber als irrig: als ich beide in der Raphe durchtrennt hatte, wurde doch nach wie vor mit derselben Intensität der Mundhöhlenboden gehoben. — Der M. submentalis, dessen Contractionen nun sichtbar waren, wurde ebenfalls durchschnitten — ohne merkbaren Einfluss. Es mussten also Zungenbeinmuskeln sein, die vor Allen die Hebung bewirkten, und dies war um so verständlicher, als ja die Senkung des Mundhöhlenbodens, wie leicht zu constatiren, durch die Contractionen des Sternohyoideus und Omohyoideus zu Stande kamen. Thatsächlich contrahirten sich die Geniohyoidei lebhaft. Aber auch nachdem diese durchschnitten waren, nahmen die Bewegungen nicht an Intensität ab, vielmehr zeigte sich, dass auch durch vereinte Contraction des Hyoglossus und Genioglossus ein kräftiges Heben des Mundhöhlenbodens zu Stande kam. So schnitt ich den schliesslich als letzten Muskel am Mundhöhlenboden den Hyoglossus durch, um bald zu constatiren, dass auch jetzt noch nach jeder Senkung der hinteren Partieen des Rachenbodens eine sehr beträchtliche Hebung und Vorwärtsbewegung des Rachenbodens im Bereich des Zungenbeinknorpels erfolgte. Es blieb nun nur die Möglichkeit, dass die an der Cartilago hyoidea angreifenden Mm. petrohyoidei die Schluckbewegung noch unterhielten. Und dies erwies sich als durchaus richtig. Als ich die genannten Muskeln von aussen freilegte, liessen sich ihre Contractionen deutlich constatiren, und als deren Effect das Vor- und Aufwärtsgehen des Zungenbeinknorpels mit dem an ihm befestigten Kehlkopf. —

An anderen Thieren wurden diese Resultate über die Muskelwirkungen durch directe Reizung controlirt.

Unipolare Reizung des Hypoglossusstammes ergab sehr kräftige Senkung des Unterkiefers (Geniohyoideus), Zurücktreten und Senkung

des Zungenbeinknorpels und Vorrücken des Schultergürtels, mit starker Erweiterung der Mundrachenhöhle (Sternohyoideus und Omohyoideus). Da in diesem Falle von den drei miteinander durch die genannten Muskeln verbundenen Scelettheilen, Unterkiefer, Zungenbeinknorpel, Schultergürtel, der Schultergürtel der relativ festeste Theil war, so ist es klar, dass die Contraction des Geniohyoideus den Kiefer senkte, aber nicht den Zungenbeinknorpel nach vorn zog. Die Schaffung des Punctum fixum für den Geniohyoideus am Unterkiefer, die vor Allem Aufgabe der Kaumuskeln ist, wird nachher zu besprechen sein.

Unipolare Reizung des Sternohyoideus am curarisirten Frosche ergab Senkung und Zurücktreten des Zungenbeinknorpels, ebenso wie die des Omohyoideus; Reizung des Geniohyoideus: Vorrücken des Zungenbeinknorpels und Senkung des Unterkiefers.

Reizung des M. petrohyoideus anterior ergiebt kräftige Hebung der Platte des Zungenbeinknorpels und damit des ganzen Mundhöhlenbodens in diesem Bezirk, also starke Verengerung der Rachenhöhle; Reizung der Mm. petrohyoidei posteriores: Vorgehen und Hebung des Zungenbeinknorpels. Uebrigens habe ich bei anderen Fröschen bei der spontanen Hebung des Mundhöhlenbodens oft den vorderen Rand des M. petrohyoideus anterior von der Mundhöhle aus als scharfe Falte der Schleimhaut vorspringen sehen. (Mit der Innenfläche des Petrohyoideus anterior ist die Schleimhaut fest verwachsen.) Es ist mir danach keine Frage, dass die Mm. petrohyoidei, und zwar sowohl der anterior wie die posteriores, die wichtigsten Verengerer der Mundrachenhöhle, also die wichtigsten Inspirationsmuskeln sind.

Was den Submaxillaris und Subhyoideus betrifft, so kann man dieselben, wie bemerkt, ruhig durchschneiden, ohne die Schluckbewegung irgendwie verringert zu sehen. Ihre Bedeutung scheint mir besonders darin zu liegen, dass sie die längsverlaufenden Muskeln (Geniohyoideus, Genioglossus) zusammenhalten und dem Mundhöhlenboden Resistenz verleihen. Dies können sie auch besonders dadurch, dass sie das Episternum, das sich über ihre dorsale Fläche eine ganze Strecke weit am Mundhöhlenboden vorschiebt, und dessen knöcherner Stiel hinten beweglich am Epicoracoidknorpel befestigt ist, heben und gegen den Mundhöhlenboden drücken, wodurch offenbar die Festigkeit desselben erheblich verstärkt wird.

Diese Beobachtungen hatten also ergeben, dass der M. sternohyoideus und omohyoideus das Herab- und Zurückziehen des Zungenbeinknorpels bewirken, wodurch die Mundhöhle erweitert wird. Dabei erfüllen sie aber zugleich, worauf von mehreren Seiten bereits hingewiesen worden ist, noch eine andere Function, indem sie nämlich vermittelst des rückwärts bewegten Hyoidknorpels die Lungen comprimiren, so dass im Augenblick

der Kehlkopföffnung das Entweichen der Luft begünstigt wird. Hält man also an den drei Phasen fest, in die ich oben den ganzen Respirationsact zerlegte (Aspiration, Exspiration, Inspiration), so sind die Sternohyoidei und Omohyoidei: 1. Aspiratoren (durch Erweiterung der Mundhöhle), 2. Exspiratoren (durch Compression der Lungen vermittelst des Hyoidknorpels).

Als wichtigste Heber des Mundhöhlenbodens, also als Inspiratoren, fungiren die Mm. petrohyoidei; sie unterhalten die Schluckbewegung noch, wenn die anderen Muskeln zerstört sind, und auch, wenn man dem Frosch den ganzen vorderen Theil des Unterkiefers wegschneidet (s. unten). Die Mm. submaxillaris, subhyoideus, submentalis, geniohyoideus, genioglossus und hyoglossus wirken unterstützend, indem sie theils den Mundhöhlenboden heben, theils den Zungenbeinknorpel nach vorn und aufwärts ziehen. Speciell auf den M. submentalis komme ich noch zu sprechen.

Dass die Haupt-Exspiratoren die Bauchmuskeln, und zwar besonders die Mm. transversi mit ihren vorderen Portionen sind, die die Lungen geradezu umgreifen, bedarf keines Beweises.

Etwas näher sei hier noch auf die specielle Wirkung der Petrohyoidei eingegangen, die ich als die wichtigsten Inspiratoren bezeichnete. Der hintere Theil des Rachenbodens, in dem sich, zwischen den beiden Proc. thyreoidei des Zungenbeinknorpels befestigt, der Aditus ad laryngem befindet, stellt den „Pumpenkolben“ dar, der durch Contraction des Sterno- und Omo-hyoideus nach rück- und abwärts gezogen wird. Wie später noch besonders zu zeigen sein wird, bewegt sich dabei der Zungenbeinknorpel nicht nur *in toto*, sondern er erleidet auch, abgesehen von einer Formveränderung, eine Drehung derart, dass die Platte stärker gesenkt wird als die Proc. thyreoidei. Am Seitenrande dieser Platte nun greift der Petrohyoideus anterior an — seine Contraction wird also dieselbe wieder heben. Die Petrohyoidei posteriores dagegen verlaufen von ihrem Ursprungsort, der Unterfläche der Crista parotica, schräg nach hinten und abwärts, um an dem Proc. thyreoideus anzusetzen, ja, einige Fasern des Petrohyoideus posterior III greifen auf den Kehlkopf selbst über.[1] So wird also durch die Contraction der Petrohyoidei posteriores jener „Pumpenkolben“, in dem sich der Aditus ad laryngem befindet, kräftig und rasch nach aufwärts, besonders aber nach vorn geführt. Und diese bedeutende Ortsveränderung, die der Kehlkopf durchmacht, wird für die Inspiration ganz besonders wichtig. Ich habe oben den Ausdruck gebraucht, dass bei der Inspiration der geöffnete Kehlkopf der Luft entgegengeführt werde, diese geradezu „schöpfe“. Der Ausdruck scheint mir in der That der Erscheinung

[1] Vergl. Wiedersheim im III. Theile von Ecker, *A. d. Fr.*

sehr gut gerecht zu werden. Natürlich wird dieses „Schöpfen“ dann ganz besonders ergiebig sein, wenn gleichzeitig die Luft durch Hebung des Mundhöhlenbodens bei geschlossenen Nasenlöchern comprimirt wird, — sie kann dann nur in den Kehlkopf ausweichen —, aber dass auch ohne diese Beihülfe immer noch Luft, wenn auch nicht in so reichlicher Menge, aufgeschöpft werden kann, lehrt das sehr interessante, von Haro zuerst angegebene und von Panizza bestätigte Experiment, dass bei Fröschen, denen man die Haut der Kehle, die Muskeln des Mundhöhlenbodens und die Schleimhaut zerstört hat, und bei denen die Zunge durch den zerstörten Mundhöhlenboden heraushängt, die nun vermehrten und verstärkten Bewegungen des Zungenbeinknorpels immer noch ein gewisses Quantum Luft in die Lunge schaffen, wenn auch lange nicht mehr so viel wie vorher.

Die früheren Autoren, von denen schon Townson successive Durchschneidungen der Muskeln vornahm, sind in Betreff des Muskelmechanismus bei den bisher behandelten Athembewegungen in den meisten Punkten zu denselben Resultaten gelangt. Für die Senkung und Retraction des Hyoidknorpels werden wohl von allen Autoren die Mm. sternohyoidei und omohyoidei in Anspruch genommen.[1] Ebenso wurde, wie erwähnt, eine gewisse exspiratorische Function derselben bereits mehrfach zugegeben; die Anschauung Haro's (13) dagegen, dass der Sternohyoideus bei seiner Contraction das Sternum gegen die Lungen drücke und so eine sehr bedeutende exspiratorische Rolle spiele, ist von Panizza, dem sich Heinemann (14) und Martin (22) anschlossen, zurückgewiesen worden. Auch ich selbst habe niemals bei den Exspirationsbewegungen eine nennenswerthe Einwärtsbewegung des Sternum wahrgenommen. Auch für die Hebung und Vorwärtsbewegung des Mund- und Rachenbodens sind meine eigenen Resultate nur eine Bestätigung dessen, was Townson und Panizza bereits angegeben haben: dass nämlich bei diesen Bewegungen die Mm. submaxillares (mylohyoidei), geniohyoidei, genioglossus und petrohyoidei betheiligt sind. Und zwar war mir ganz besonders erfreulich, dass die Petrohyoidei („Temporo-hyoidei“ Panizza; „Stylo-hyoidei“ Townson, — die Schilderung des Letzteren ist nicht ganz correct) von beiden genannten Autoren als die wichtigsten Verengerer der Mundhöhle angesprochen werden.

In einigen Punkten abweichende Angaben über die Muskelwirkungen macht N. Wedenskii (32), der die eigentlich respiratorischen Bewegungen des Frosches — die „oscillatorischen“ streicht er überhaupt ganz aus der Reihe der Athembewegungen — noch in „einpumpende“, „entleerende“,

---

[1] Bei Panizza steht offenbar an dieser Stelle (26, S. 233) ein Druckfehler, indem es in dem Satze: „car, si l'on coupe ces muscles, le soulèvement de l'os hyoïde ne s'opère plus . . .“ statt „le soulèvement“: „l'abaissement“ heissen muss.

ventilirende[1] unterscheidet. Für den Muskelmechanismus bei den entleerenden und ventilirenden Respirationen speciell wird angegeben: „Die active Erweiterung der Mundhöhle geschieht nur im Beginne der Contraction der Mm. petrohyoid. post. (diese Muskeln bewegen die Larynx rück- und aufwärts). Die Zusammenziehung dieser Muskeln beginnt merklich früher, als die der Petrohyoid. ant. und anderer an der Contraction der Mundhöhle theilnehmenden Muskeln (Geniohyoidei, Submaxillaris und (?) Submentalis)" — und daneben für die einpumpende Bewegung: „Die active energische Erweiterung der Mundhöhle bewirken Mm. Sterno- und Omo-hyoid. und Genioglossi." Dass die Genioglossi die Mundhöhle erweitern sollen, ist schwer denkbar, und auch der Angabe über die Petrohyoidei posteriores kann ich nicht beistimmen. Die Petrohyoidei posteriores bewegen die Larynx nicht rück- und aufwärts, sondern im Gegentheil, vor- und aufwärts, wie schon aus ihrem Verlaufe, der von vorn und oben nach hinten und unten gerichtet ist, hervorgeht. Bei ihrer Reizung habe ich auch immer Vorrücken des Zungenbeinknorpels gesehen. Wenn sie sich also wirklich im Augenblick der Mundhöhlen-Erweiterung mit contrahiren (was mir bisher nicht gelang zu beobachten), so wäre nur eine Erklärung möglich: dass nämlich, wenn die Erweiterung der Mundhöhle nicht zu gross werden soll, die Petrohyoidei posteriores sich schon mit den Sternohyoidei und Omohyoidei contrahiren (ohne diese ist die Erweiterung der Mundhöhle wohl nicht denkbar), um das Zurücktreten des Zungenbeinknorpels *in toto* zu beschränken oder ganz zu verhindern. Die resultirende Bewegung des Zungenbeinknorpels würde dann (abgesehen von seiner Gestaltveränderung) wesentlich in einer Drehbewegung bestehen, deren Axe quer durch die Proc. thyreoidei geht (s. unten). In demselben Sinne würde sich die Angabe Wedenskii's für die „einpumpenden" Bewegungen erklären: „Die Zusammenziehung der Petrohyoid. post. beginnt hier, nachdem die Expansion der Mundhöhle schon beendet ist, und geschieht fast gleichzeitig mit der Contraction der Mundhöhle." Da es sich hier um eine starke Ausdehnung der Mundhöhle handelt, um eine grosse Ansammlung von nachträglich zu inspirirender Luft, so würde das Unterbleiben der antagonistischen Con-

[1] Als „einpumpende" Bewegungen werden die bezeichnet, bei denen die Exspiration vor der Inspiration unterbleibt, weil die Kehlkopföffnung erst stattfindet, wenn bereits die Verengerung der Mundhöhle und der Nasenschluss begonnen hat. (Flankencontraction tritt ein, ist aber unter diesen Umständen wirkungslos.) Die „entleerenden" Bewegungen sind charakterisirt durch wiederholte Exspiration mit Unterdrückung der Inspiration. (Verfrühter Kehlkopfschluss nach der Exspiration, so dass die folgende Kehlverengerung keine Luft in die Lungen treiben kann.) Die „ventilirenden" Bewegungen sind die, welche nach dem gewöhnlichen Typus erfolgen.

traction der Petrohyoidei posteriores während der Contraction der Sterno- und Omo-hyoidei diesen die volle Ausnutzung ihrer bewegenden Kräfte gestatten.

Jedenfalls muss ich daran festhalten, dass die Petrohyoidei posteriores in der Hauptsache Antagonisten der Sterno- und Omo-hyoidei, und die wichtigsten Inspirationsmuskeln sind.

3. Schluss der Kiefer, Verschluss und Oeffnung der Nasenlöcher. Die Frage, wie der Verschluss der Nasenlöcher bei der Schluckbewegung und ihre nachträgliche Oeffnung zu Stande kommen, ist bisher noch nicht genauer behandelt worden, da wohl alle Autoren annahmen, dass die Nasenöffnungen unter der Herrschaft besonderer Muskeln stehen. Nachdem ich diese Ansicht als irrig erkannt hatte, musste sich jene Frage als ganz besonders interessant erheben. Sie soll im Nachfolgenden behandelt werden. Vorausgeschickt sei aber, dass in Betreff des Schlusses schon Dugès eine Ansicht geäussert hat, indem er von dem M. submentalis angiebt: „rapproche les bords inférieurs des deux os dentaires, relève leur extrémité interne et par suite les os intermaxillaires; ferme ainsi les narines". — Es wird sich nun zunächst darum handeln, diese Abhängigkeit der Nasenöffnungen vom Unterkiefer zu begründen.

Von einer Thatsache kann man sich an jedem Frosch leicht überzeugen: dass nämlich die Zwischenkiefergegend desselben sehr beweglich ist, und dass schon ein leichter Druck gegen die Schnauzenspitze von unten her genügt, um einen festen Verschluss der äusseren Nasenöffnungen herbeizuführen. In der That sieht man auch bei jeder normalen, spontanen Schliessbewegung der Nasenlöcher die Zwischenkiefergegend eine Schwankung nach aufwärts ausführen. Dass diese aber durch den Unterkiefer herbeigeführt wird, davon kann man sich sehr leicht überzeugen durch eine Thatsache, die ich kürzlich schon (12) erwähnte. Es hört nämlich bei Thieren, deren Nasenflügel soeben noch in lebhafter Bewegung waren, diese Bewegung sofort auf, wenn man ihnen die Kiefer, z. B. durch einen quer in's Maul gesteckten Scalpellstiel, öffnet. Die Nasenlöcher bleiben alsdann starr und weit geöffnet, auch wenn man irgend eine reizende Flüssigkeit — Osmiumsäure — daran bringt. Dagegen beginnt sehr bald das alte Spiel wieder, wenn man die Schliessung des Maules wieder gestattet. Nun könnte man freilich auch daran denken, dass doch ein besonderer Muskelapparat vorhanden, seine Thätigkeit aber mit den Athembewegungen (die durch das Oeffnen des Maules auch verhindert waren) zeitlich verknüpft sei. Um in dieser Hinsicht sicher zu gehen, schnitt ich einem Frosch, der sich in lebhafter Respiration befand, den vorderen Theil des Unterkiefers fort: die Respirationsbewegungen wurden darauf noch lebhafter und energischer (da nun nur sehr wenig Luft in die Lungen kam), aber

die Nasenlöcher blieben starr geöffnet. Damit ist denn, glaube ich, die Thatsache erwiesen, dass die Schliessung der Nasenlöcher beim Frosch durch Vermittelung des Unterkiefers zu Stande kommt, der die Zwischenkiefergegend in die Höhe drängt. Dies ist nun genauer auszuführen.

a) Skeletverhältnisse.[1]

Die Anatomie der Nasengegend macht jene Thatsache durchaus verständlich. Die von allen umlagernden Knochen befreite Nasenkapsel (Fig. 1) zeigt eine niedrige Vorderwand, die in ihrer oberen Hälfte schmäler ist als

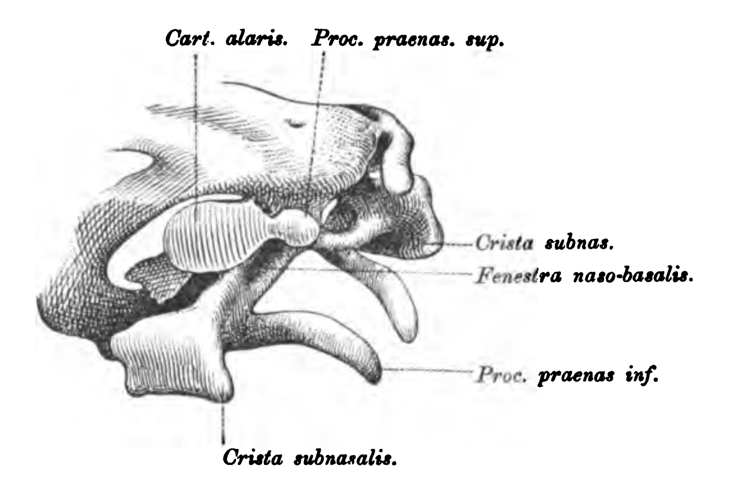


Fig. 1.

Knorplige Nasenkapsel einer jungen umgewandelten Rana fusca von 2 cm Länge; von rechts und etwas von vorn. Nach einem bei 25 facher Vergrösserung hergestellten Plattenmodell (s. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der Versammlung in Basel, 1895).

in ihrer unteren. Mit dem schmalen oberen Abschnitt ist seitlich durch eine sehr dünne Knorpelbrücke der Nasenflügelknorpel (Cartilago alaris) verbunden, der, muschelförmig gestaltet, das Nasenloch von vorn und aussen umgreift. Von seiner Verbindungsstelle mit der erwähnten Knorpelbrücke aus ragt ein kurzer, rundlicher, von Born (3) zuerst beschriebener Vorsprung nach vorn, innen und abwärts, der Proc. praenasalis superior, wie ich (10) ihn genannt habe. So wird der Nasenflügelknorpel zu einem zweiarmigen Hebel, dessen hinterer längerer Arm durch seinen nach hinten

[1] Die nachfolgende Schilderung lehnt sich an die von mir früher (10) gegebene an.

gerichteten Abschnitt, dessen vorderer kürzerer dagegen durch den Processus praenasalis sup. gebildet wird, während der Drehpunkt in der erwähnten schmalen Knorpelbrücke gelegen ist. Diese selbst bildet ein Charnir im

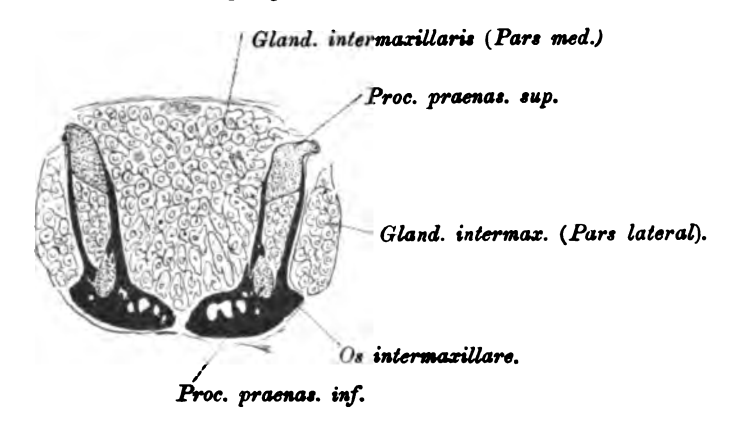


Fig. 2.
Frontalschnitt durch die Schnauzenspitze einer jungen Rana fusca (ganze Länge 45 mm). Der Schnitt geht durch die Partes faciales der Zwischenkiefer.

functionellen Sinne — bei der Biegsamkeit des Knorpels war die Ausbildung eines „Gelenkes" im anatomischen Sinne, d. h. einer discontinuirlichen Verbindung, nicht nöthig. Der untere breitere Abschnitt der Nasenkapselvorderwand stösst lateral an die Seitenwand dieses Abschnittes der Nasen-

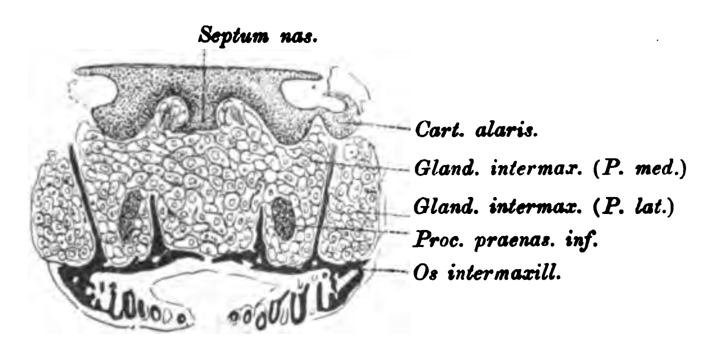


Fig. 3.
Etwas weiter caudal gelegener Schnitt aus derselben Serie wie Fig. 2. Der Schnitt geht durch den vordersten Theil der Nasenkapsel und durch das Cavum subnasale (linkerseits fehlt der Nasenflügelknorpel).

höhle, die nach abwärts über das Niveau des Nasenkapselbodens in Form einer niedrigen Leiste (Crista subnasalis) vorspringt. Vom Boden der Nasenkapsel aus ziehen nach vorn die Processus praenasales inferio-

res („Wiedersheim'sche Knorpel“ [33]), dünne drehrunde Knorpelstäbchen, deren vorderer Theil nach abwärts geknickt ist. — Diesem knorpligen Skelet ist nun jederseits der Zwischenkiefer vorgelagert. Mit seinem aufsteigenden Theil, der Pars facialis, lehnt er sich gegen die beiden Processus praenasales (superior und inferior). Die Pars facialis, die einen schmalen, etwas nach aussen aufsteigenden Fortsatz darstellt, ist zu jenem Zweck an der Hinterseite gehöhlt. In den oberen Theil der Höhlung legt sich der Proc. praenasalis superior ein und wird eng von dem Knochen umfasst, in den unteren Theil lagern sich Schläuche der Intermaxillardrüse sowie der Proc. praenasalis inferior (Figg. 2 und 3). Für diesen ist sogar ein besonderer Abschnitt der Höhlung reservirt, von dem übrigen Theil durch eine knöcherne Scheidewand getrennt. Die Verbindung des Zwischenkiefers mit der Nasenkapsel geschieht somit nur durch die beiden Processus praenasales; zwischen der Vorderwand der Nasenkapsel und den PP. faciales der Zwischenkiefer bleibt das geräumige Cavum praenasale, das von der Intermaxillardrüse eingenommen wird. Dadurch, dass die Crista subnasalis der Pars palatina des Zwischenkiefers aufruht (ihr hinterster Theil liegt in der Naht zwischen den Gaumenplatten des Maxillare und Intermaxillare, Fig. 5), entsteht als Fortsetzung des Cavum praenasale ein Cavum subnasale zwischen dem Boden der Nasenkapsel und den Gaumenplatten der Zwischen- und Oberkiefer (Figg. 4 und 5). Die Pars palatina jedes Zwischenkiefers gabelt sich hinten in zwei Spitzen, eine laterale und eine mediale. Der kürzere laterale Rand der P. palatina ist mit der P. palatina des Oberkiefers syndesmotisch verbunden, der längere mediale Rand mit dem entsprechenden der anderen Seite, ebenfalls durch eine sehr nachgiebige Syndesmose. Diese liegt, wegen der Krümmung der Gaumenplatten der Zwischenkiefer, in einer Vertiefung am Mundhöhlendache hinter der Kieferspitze: ich bezeichne sie als Fossa subrostralis media.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass die Glandula intermaxillaris ihre Schläuche in das Cavum praenasale und Cavum subnasale einlagert, aber auch durch die „Fenestra naso-basalis“ (durch die der Ramus I des Trigeminus aus der Nasenkapsel tritt) in die Nasenkapsel, ferner in die Höhlung des Zwischenkiefers und schliesslich auch zu beiden Seiten desselben nach vorn dringt. Sie kommt somit 1. zwischen beiden Partes faciales der Zwischenkiefer, 2. seitwärts von denselben zum Vorschein (Fig. 2). Diese drei Abschnitte der Drüse sind, wie an anderem Orte (12) erwähnt, früher für Muskeln gehalten worden.

In welcher Weise nun die Zwischenkiefer die Bewegungen der Nasenflügelknorpel vermitteln, sieht man, wenn man von unten her gegen die Fossa subrostralis media drückt. Die beiden Zwischenkiefer gehen alsdann nicht direct nach oben, sondern nach aussen, sie werden divergenter.

Die drei Syndesmosen, durch die sie unter einander und mit den Oberkiefern verbunden sind, gestatten diese Bewegung. Dabei nimmt ein jeder

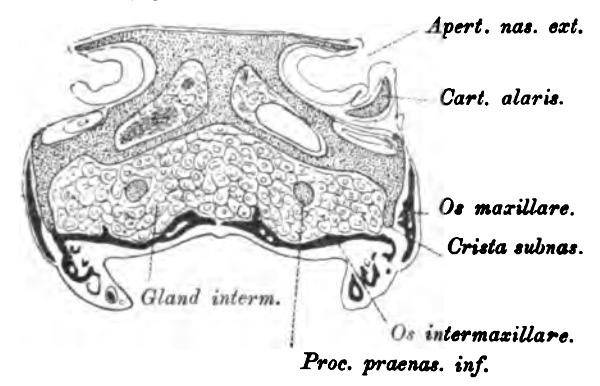


Fig. 4.

Schnitt aus derselben Serie wie Figg. 2 und 3, etwas weiter hinten. Linkerseits fehlt der Nasenflügelknorpel.

Zwischenkiefer den Processus praenasalis superior, der in ihn eingelassen ist, mit und in dem Maasse, als dieser vordere Fortsatz der Cartilago alaris

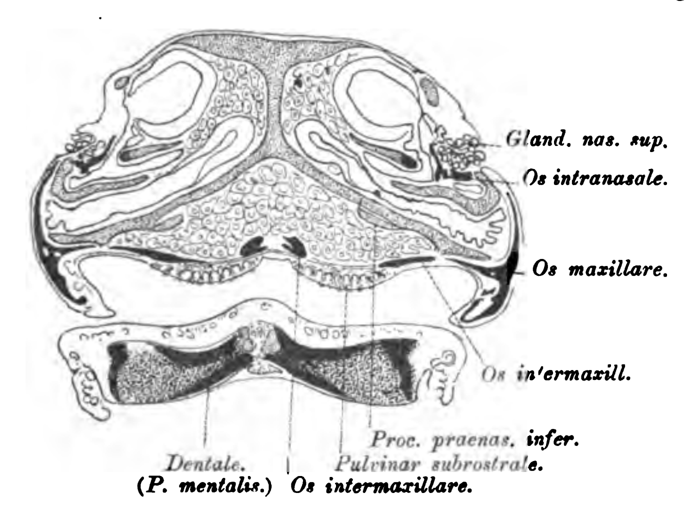


Fig. 5.

Schnitt aus derselben Serie wie die vorhergehenden. Getroffen sind die Abgangsstellen der Processus praenasales inferiores, der hinterste Anfang der Crista subnasalis und die Pulvinaria subrostralia.

nach aussen geht, bewegt sich der hintere längere Abschnitt nach innen und schliesst von aussen her das Nasenloch. Der ganze Mechanismus ist

ausserordentlich empfindlich, so dass die leiseste Bewegung der Schnauzenspitze auf die Nasenflügel übertragen wird. Zugleich ist dabei eine beträchtliche Abhängigkeit der beiderseitigen Nasenflügelknorpel von einander zu constatiren: die Bewegung auch nur eines Zwischenkiefers überträgt sich sofort auf den anderen, ja, am soeben abgeschnittenen Froschkopf genügt schon ein leiser Druck gegen den Nasenflügel der einen Seite, um auch den der anderen in entsprechendem Sinne zu bewegen.

Dieser sehr empfindliche Klappenmechanismus wird nun beherrscht und in Bewegung gesetzt durch den Unterkiefer; unter die Abhängigkeit dieses aber wird er gestellt durch Einrichtungen, die eine sehr feste Vereinigung des Unterkiefers und der Schnauzenspitze ermöglichen und aus beiden geradezu ein Ganzes schaffen. In ausgezeichneter Weise entsprechen sich zu diesem Zwecke das Relief des oberen und unteren Begrenzungsrandes der Mundhöhle, so dass das eine nur das Negativ des anderen darstellt (Fig. 6).

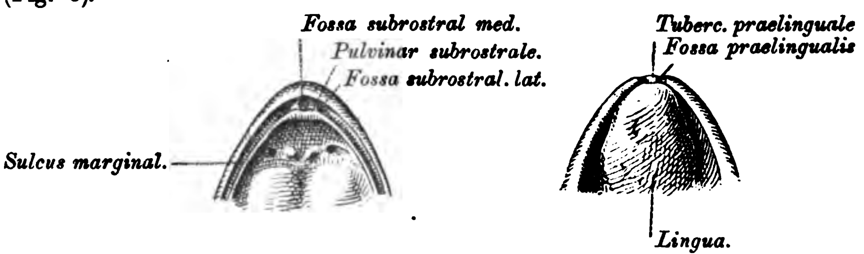


Fig. 6.

Vorderer Theil des Daches und Bodens der Mundhöhle von Rana esculenta.

Am Mundhöhlendache läuft einwärts von der Lippenfalte ein Sulcus marginalis entlang, aussen von der überhängenden und einwärts gekrümmten Lippenfalte; innen von einer Schleimhauterhebung begrenzt. Seine Grundlage wird durch die Proc. palatini der Ober- und Zwischenkiefer gebildet. Vorn, hinter der Schnauzenspitze, vertieft sich der Sulcus zu der Fossa subrostralis media, in deren Tiefe die Naht zwischen den Gaumenplatten beider Zwischenkiefer liegt. Die seitliche hintere Begrenzung der Grube bildet jederseits ein niedriges weiches Polster, Pulvinar subrostrale,[1] zu dem sich die oben erwähnte innere Schleimhautfalte jederseits erhebt, und das gerade über der Lücke zwischen den beiden Spitzen des Proc. palatinus des Zwischenkiefers gelegen ist (Fig. 5). Die mikroskopische Untersuchung ergiebt, dass an dieser Schleimhautverdickung auch epitheliale Bildungen wesentlich betheiligt sind. Das Epithel zeigt an

[1] Auch in der bekannten Arbeit von Holl (18) finde ich diese beiden, durch die Anhäufung der Crypten charakterisirten Polster, nicht beschrieben.

den beiden Polstern hohe flimmernde Cylinderzellen und eng stehende Crypten, in denen Schleimzellen reichlich vorhanden sind. Seitwärts von jedem Polster ist wieder je eine (flachere) Grube: Fossa subrostralis lateralis; sie bildet den etwas vertieften Anfang des Sulcus marginalis. Dieser Configuration schmiegt sich die des Unterkiefers innig an. Der drehrunde Meckel'sche Knorpel, der zwischen Angulare und Dentale frei zu Tage liegt, ist von der mit zahlreichen Crypten besetzten glatten Schleimhaut überzogen: er passt so in den Sulcus marginalis des Oberkiefers. Für die Fossa subrostralis media bestimmt ist ein medianer Höcker an der Unterkieferspitze, den ich als Tuberculum praelinguale bezeichnen will. Seitwärts davon liegt jederseits eine Einsenkung, Fossa praelingualis, in sie lagert sich je ein Pulvinar subrostrale. Lateral hiervon schliesslich beginnt der gerundete Rand des Unterkiefers mit einer etwas vortretenden Erhebung (für die Fossa subrostralis lateralis). Der eben geschilderten Configuration liegen die Dentalia, besonders deren vordere, nach innen abgeknickte Partes mentales (Fig. 5) zu Grunde, die in ihrem Inneren bekanntlich einen Rest des Meckel'schen Knorpels umschliessen (10, S. 445). Das vorderste, innerste Ende jedes Meckel'schen Knorpels ragt aus seiner knöchernen Röhre etwas hervor und verbindet sich mit dem der anderen Seite durch je eine kleine knopfförmige Verdickung. Diese und die sie verbindende Symphyse liegen dem Tuberculum praelinguale zu Grunde; die seitwärts von diesem befindlichen Gruben entsprechen den Partes mentales selbst; die Erhebung lateral von jeder Grube wird gebildet durch den Anfang des hinteren Abschnittes des Dentale.

In den soeben beschriebenen anatomischen Verhältnissen sind nun zunächst die Bedingungen für einen fortwährenden sehr festen Verschluss des Mundes gegeben, der für den regelmässigen Athmungsmechanismus beim Frosch die Vorbedingung ist.[1] Der Meckel'sche Knorpel lagert sich in den Sulcus marginalis ein, das Tuberculum praelinguale passt in die Fossa subrostralis media, die beiden Pulvinaria subrostralia werden von den Fossae praelinguales aufgenommen, und in die Fossa subrostralis lateralis jederseits greift der Vorsprung am Anfang des Dentale. Somit greifen hier eine Anzahl von Vorsprüngen und Vertiefungen in einander, die einen um so festeren Verschluss des Maules begünstigen, als ihr Ueberzug mit schleimbereitenden Elementen reichlich versehen ist, die zudem durch Druck (Contraction der Kaumuskeln) ausgepresst werden müssen. Ganz besonders wichtig erscheinen in dieser Hinsicht die beiden weichen compressiblen Pulvinaria subrostralia.

[1] Dass die Athembewegungen unmöglich werden, wenn dem Frosch der Mund offen gehalten wird, zeigte zuerst Townson und nach ihm Herhold (17); s. auch Fischer (9).

Ist aber eben durch diese Configuration der Skelettheile und der Schleimhaut bis zu einem gewissen Grade eine Gewähr dafür gegeben, dass Zwischen- und Unterkiefer immer fest aneinander haften, so müssen alle Bewegungen der ganzen Schnauzenspitze bei geschlossenem Maule gemeinsame sein. Die Zwischenkiefer und die Partes mentales der Dentalia sind dann in ihren Bewegungen aneinander gebunden; jede Hebung der letzteren muss den Zwischenkiefer heben, jede Senkung diesen senken. Auf dem oben auseinandergesetzten Wege aber werden diese Bewegungen auf die Nasenflügelknorpel übertragen.

b) Muskelmechanismus beim Kieferschluss und bei den Nasenbewegungen.

Dass die im vorigen Abschnitt geschilderten Skeletverhältnisse den festen Verschluss der Kiefer zwar sehr begünstigen, aber nicht allein, zumal nicht gegen den Zug der Mundöffner, aufrecht erhalten können, liegt auf der Hand. Die Wirksamkeit der Kaumuskeln ist hier durchaus erforderlich. Und thatsächlich wurde ja oben schon erwähnt, dass sich bei jeder Schluckbewegung auch die Kaumuskeln mitcontrahiren. Dass dieselben sich aber auch ausserhalb dieser rhythmischen Contractionen in einem tonischen Zustand befinden, wird bewiesen durch hohe Durchschneidung des dritten Trigeminusastes. Führt man diese einseitig aus, so tritt die interessante Erscheinung ein, dass auf der operirten Seite in einem grossen Abschnitt des Mundrandes der Contact beider Kiefer sich löst, dass aber vorn an der Spitze zwischen Unter- und Zwischenkiefer dieser Contact erhalten und die Bewegung beider Nasenöffnungen unverändert bleibt. Dies wird, abgesehen davon, dass ja die Kaumuskeln jeder Seite auf die ganze Spitze wirken, auch noch dadurch verständlich, dass, wie oben geschildert, hier an der Spitze die den Contact begünstigenden Vorrichtungen am besten ausgebildet sind. Hier an der Spitze blieb denn auch der Mund bei allen Bewegungen geschlossen, während er dahinter auf der operirten Seite sich am Schluss jeder Aspirationsbewegung etwas mehr öffnete. Nach Durchschneidung des dritten Trigeminusastes auch der anderen Seite öffnete sich der Mund völlig und konnte nicht wieder zum vollen Verschluss gebracht werden. Doch fand bei jeder Schluckbewegung noch eine Annäherung der Kiefer aneinander statt, indem einmal der Unterkiefer der Hebung des Mundhöhlenbodens folgte, ausserdem aber interessanter Weise bei jeder Schluckbewegung der Kopf eine Nickbewegung ausführte und sich somit der Oberkiefer dem Unterkiefer näherte. (Dass der Bewegung des Oberkiefers der Unterkiefer nicht folgte, erschien auf den ersten Blick paradox

— man muss aber bedenken, dass der Mundhöhlenboden eine wichtige Stütze durch das Episternum erhält, das mit dem Schädel in keiner näheren Verbindung steht.)

Aus dem Mitgetheilten ist wohl der Schluss gerechtfertigt, dass der permanente Kieferschluss durch einen Tonus der Kaumuskeln unterhalten wird. Dass sich dann aber die Kaumuskeln noch bei jeder Schluckbewegung besonders contrahiren, hat wohl zunächst die Bedeutung, die Sprengung des Kieferschlusses durch die comprimirte Luft zu verhindern.

Die weitere Frage war dann die, unter der Herrschaft welcher Muskeln der oben geschilderte Klappenapparat der Nase stehe. In dieser Hinsicht hat, wie erwähnt, Dugès den Submentalis verantwortlich gemacht, und schon der Verlauf dieses Muskels lässt auf die Richtigkeit der Angabe schliessen.[1] Indessen habe ich mich von derselben noch direct überzeugt. Man kann an einem curarisirten Frosch den Submentalis schon durch die Haut hindurch reizen, da gerade vorn an der Kieferspitze der M. submaxillaris, der direct subcutan liegt, nur aponeurotisch ist. Uebrigens sieht man auch leicht, dass Reizung weiter hinten, also am Submaxillaris, keinen Einfluss auf die Nase hat, während Reizung dicht hinter dem vorderen Kieferwinkel sofort Hebung der Schnauzengegend und damit Schluss beider Nasenlöcher bewirkt.

Um die Wirkung genauer zu controliren, reizte ich dann noch unipolar den freigelegten M. submentalis. Dabei wurde der Winkel zwischen beiden Unterkieferhälften verkleinert, also das Kinn spitzer; zugleich wurde das Tuberculum praelinguale vorgetrieben und gehoben. Letzteres beruhte zum Theil wohl auf einer Drehung,[2] die jede Unterkieferhälfte ausführte, die so erfolgte, dass der untere Rand des Meckel'schen Knorpels jeder Seite einwärts gedreht wurde. Diese Drehung trat ein bei Reizung der hinteren Abtheilung des Submentalis, deren Fasern bereits an dem Meckel'schen Knorpel angreifen. Die vordere Abtheilung, zwischen den äusseren Hälften der Partes mentales der Dentalia, bewirkt besonders das Vor- und Aufwärtsschieben der Kinngegend.

---

[1] Der Muskel besteht aus querverlaufenden Fasern, von denen die vorderen zwischen den äusseren Hälften des Partes mentales der beiderseitigen Ossa dentalia, die hinteren zwischen den angrenzenden Partieen des Meckel'schen Knorpels ausgespannt sind.

[2] Auch die Wirkung der „Kaumuskeln" auf den Unterkiefer ist nicht eine rein hebende; sie combinirt sich bei dem von mir als „Masseter minor" bezeichneten kleinen dreieckigen Muskel, der hinten von dem Kopf des Quadrato-maxillare entspringt, mit einer Rotation des Unterkiefers, so, dass dessen unterer Rand nach aussen kommt.

Damit ist also jedenfalls bewiesen, dass die Contraction des Submentalis die Nasenlöcher zu verschliessen im Stande ist. Doch ist sie zu dem genannten Zwecke, wenigstens bei der Athmung, nicht absolut nothwendig. Dieser Schluss ergiebt sich nach Ausschaltung des Muskels.

Ich schnitt einem Frosch doppelseitig den dritten Trigeminusast, jenseits der Abgangsstelle der Kaumuskeläste, durch, da wo der Nerv sich sehr oberflächlich um den Meckel'schen Knorpel herumschlingt. Die Verbindung mit dem Submaxillaris und Submentalis war damit unterbrochen, die mit den Kaumuskeln intact.

War wirklich der M. submentalis die alleinige Ursache der Hebung des Zwischenkiefers, so musste diese jetzt unterbleiben. Davon war nun aber gar keine Rede: die Hebung der Zwischenkiefer und damit der Verschluss der Nasenlöcher fand nach wie vor statt. — Hier blieb denn nur die andere Möglichkeit: dass es nämlich der ganze Unterkiefer sei, der bei der Schluckbewegung mitgehoben würde. Und dies war durch das Experiment in der That als richtig erwiesen: wie oben schon erwähnt, ist bei einem decapitirten Frosche bei jeder Schluckbewegung auch eine kräftige Contraction der Kaumuskeln mit Hebung des Unterkiefers zu constatiren. Und dasselbe zeigte denn auch jener Frosch, dessen dritte Trigeminusäste jenseits der Kaumuskeläste resecirt waren: nach Entfernung der Fascia temporalis liess sich die Contraction der Kaumuskeln deutlich wahrnehmen. Das bestätigende Resultat ergab aber schliesslich auch die directe Untersuchung. Reizte ich am curarisirten Frosche den M. temporalis der einen Seite, so erhielt ich bei jeder Contraction des Muskels: Schluss beider Nasenöffnungen.

Das heisst also: die Schliessung der Nasenlöcher kann jedenfalls allein dadurch zu Stande kommen, dass der Unterkiefer durch die Kaumuskeln gehoben und gegen die Zwischenkieter gedrückt wird. Da der Unterkiefer einen sehr langen Hebelarm darstellt, so wird schon eine geringe Contraction der Kaumuskeln einen bedeutenden Effect, zumal bei dem sehr beweglichen Klappenmechanismus an der Nase, erzielen. Bemerkenswerth ist die auch bei den vorstehenden Beobachtungen immer constatirte gleichmässige Bewegung beider Nasenöffnungen, auch bei einseitiger Kaumuskelreizung.

Es sei gleich hier angefügt, dass nach den übereinstimmenden Angaben von Panizza, P. Bert, H. N. Martin und Wedenskii der Verschluss der Nasenlöcher bei der gewöhnlichen Athmung kein ganz vollständiger ist. So wäre es möglich, dass bei der gewöhnlichen Athmung der Submentalis (dessen Contraction bei der Schluckbewegung aber zu beobachten ist), weniger in Betracht kommt, dieser vielmehr eine Art Reserve-

kraft bildet, durch die der Frosch im Stande ist, einen totalen, festen Verschluss der Nasenlöcher herbeizuführen, wenn es nöthig ist. Dieser feste Verschluss der Nasenlöcher findet nach Wedenskii statt bei den sogen. „einpumpenden“ Bewegungen.

Für die Erweiterung der Nasenlöcher brauchen wir active Kräfte garnicht in Anspruch zu nehmen. Dieselbe erfolgt vielmehr lediglich durch elastische Kräfte, die auch das gewöhnliche Offenstehen der Nasenlöcher bewirken. An jedem frisch getödteten Frosch kann man sich davon überzeugen, dass die Zwischenkiefer, sobald man sie aufwärts gedrückt hat, von selbst wieder in ihre frühere Lage zurückkehren. Als solche elastische Kräfte kommen in Betracht: die Elasticität der Processus praenasales superiores und inferiores, die Syndesmose zwischen den Partes palatinae beider Zwischenkiefer sowie die Syndesmosen zwischen den Zwischen- und Oberkiefern. Schliesslich ist wohl auch die Glandula intermaxillaris von Einfluss, und dazu kommt bei geschlossenem Maule die Elasticität des Unterkiefers. Indessen ist auch die Möglichkeit zu einer activen Erweiterung und Offenhaltung [1] vorhanden. Sie liegt darin, dass der mediale Bauch des Geniohyoideus von der P. mentalis des Dentale, über dem Submentalis, entspringt. Reizung des Geniohyoideus hat, wie oben erwähnt, Senkung des Unterkiefers zur Folge. Kann diese Senkung, in Folge der Contraction der Kaumuskeln, nicht *in toto* erfolgen, so wird nur der vorderste Theil des biegsamen Unterkiefers nach abwärts abgebogen. Dies aber muss, wegen der vorhin erörterten Abhängigkeit des Zwischenkiefers von dem Unterkiefer, ohne Lösung des Contactes beider, zu einer Senkung des Zwischenkiefers und damit zu einer starken Erweiterung der Nasenlöcher führen. In dieser Hinsicht ist also der Geniohyoideus der Antagonist des Submentalis. Als besonders zweckmässig muss sich dies bei den Aspirationsbewegungen erweisen. Wenn bei diesen der Zungenbeinknorpel nach hinten zurückweicht, so wird schon rein mechanisch durch den Geniohyoideus der Zug auf die Spitze des Unterkiefers übertragen und somit die Offenhaltung der Nasenlöcher gesichert. Um dann bei der nachfolgenden Contraction des Geniohyoideus, die den Zungenbeinknorpel wieder nach vorn ziehen hilft, die Schliessung der Nasenlöcher zu erzielen, muss eine kräftige Contraction der Kaumuskeln eintreten, wie ja auch thatsächlich der Fall.

Von den früheren Autoren werden die Bewegungen der Nasenöffnungen meist sehr kurz behandelt. „Nares musculo proprio clauduntur“

[1] Auf S. 140 seiner Arbeit spricht Wedenskii von einer „tetanischen Erweiterung der Nasenlöcher“. War hier wirklich eine besonders auffallende (abnorm starke) Erweiterung der Nasenlöcher zu constatiren, so kann diese nur dem oben beschriebenen Mechanismus ihre Entstehung verdanken.

sagt Townson; Cuvier spricht von einer „Klappe“, aber ohne weitere Angaben zu machen. Dugès hat, wie oben schon erwähnt, die Ansicht ausgesprochen, dass der M. submentalis durch Vermittelung der Unterkieferspitze den Zwischenkiefer heben und damit die Nasenlöcher schliessen könne, für die Oeffnung derselben aber beschrieb er drei besondere Muskeln in der Nasenumgebung, die von späteren Autoren auch als Schliessmuskeln aufgefasst werden. So von J. G. Fischer (9). Dass Volkmann (31) und Heinemann (14) Zweifel an der Existenz dieser Muskeln ausgesprochen haben, ohne dieselben jedoch näher zu begründen, habe ich in meiner früheren Mittheilung (12) erwähnt. Panizza hat das Verdienst, die feste Verschlussfähigkeit der Nasenlöcher experimentell nachgewiesen und zugleich gezeigt zu haben, dass dieser Verschluss auch nach Entfernung der Zunge unverändert bleibt; doch spricht er nur von einer membranösen Klappe am Nasenloch, erwähnt aber Nichts über die activen Kräfte, durch die er sich jene Klappe in Bewegung gesetzt denkt. Von einem „Sphincter incomplet“ spricht P. Bert (1 und 2), der aber weder diesem Sphincter, noch den an den inneren Nasenlöchern vorhandenen Klappen, noch der Zunge die Fähigkeit zutraut, einen wirklichen Verschluss der Nasenlöcher herbeizuführen. Bei Martin (22) ist S. 148 die Rede von einer: „radiation of the discharge to the muscles of the nares and glottis“, und Wedenskii schliesslich hat, wie schon erwähnt, einmal „tetanische Oeffnung der Nasenlöcher“ beobachtet. Da er den Mechanismus nicht weiter behandelt, so scheint es, als ob auch er der alten Ansicht von dem Vorhandensein von Nasenmuskeln folgte. Doch lasse ich das dahingestellt.

Diese alte Annahme von den Nasenmuskeln des Frosches darf jetzt wohl als beseitigt angesehen werden.

4. Kurz sei hier noch einmal die Art der Bewegung des Zungenbeinknorpels erwähnt. Bei der Erweiterung der Mundhöhle wird der Knorpel nicht einfach nach hinten gezogen, sondern seine dünne Platte wird eingezogen, sie krümmt sich stark ventralwärts convex. Zugleich steigt der vordere Theil der Platte stärker herab, als der hintere, d. h. das ganze Gebilde dreht sich um eine Queraxe, die man sich wohl annähernd richtig durch die Processus thyreoidei gelegt denkt. Durch Zurückgehen, Herabtreten, besonders der vorderen Partieen (Drehung), und Krümmung der Platte kommt dann die trichterförmige Einziehung zu Stande, die man am Mundhöhlenboden von innen beobachtet, und die sich in der starken Vorwölbung der Kehle von aussen zeigt.

5. Saugfett. Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass auch den Fröschen eine bestimmte Fettanhäufung zukommt, die geradezu als „Saugfett“ bezeichnet werden kann: sie liegt an und über dem hinteren Rande

des M. subhyoideus, seitwärts vom Episternum. Da dies die Stelle ist, nach welcher das Zungenbein beim Einsaugen der Luft zurückweicht, so ist hier das Vorhandensein eines solchen elastischen Polsters geradezu Erforderniss.

Ergebnisse in Betreff der Muskelwirkungen.

Uebersichtlich seien hier noch einmal die Muskelwirkungen zusammengestellt.

1. Die wichtigsten Erweiterer der Mundhöhle (Aspiratoren) sind die Mm. sternohyoidei und omohyoidei. Durch Vermittelung des Zungenbeinknorpels unterstützen dieselben zugleich die Exspiration.

2. Die wichtigsten Verengerer der Mundhöhle (Inspiratoren) sind die Mm. petrohyoidei; unterstützend wirken: Submaxillaris, Subhyoideus, Submentalis, Geniohyoideus, Genioglossus + Hyoglossus.

3. Den Kaumuskeln kommt bei der Athmung des Frosches eine sehr wichtige Rolle zu:

a) sie sichern durch ihren Tonus den fortgesetzten Schluss des Maules;

b) sie contrahiren sich rhythmisch, zusammen mit der Kehlhebung und bewirken dadurch: 1. den besonders festen Schluss während der Schluckbewegung; 2. den Schluss der Nasenlöcher.[1]

4. Schliesser der Nasenlöcher ist ausser den Kaumuskeln der M. submentalis.

5. Geöffnet werden die Nasenlöcher durch rein elastische Kräfte, doch können dieselben durch Contraction des Geniohyoideus bei geschlossenem Maule verstärkt werden. Ebenso muss die Contraction des Sternohyoideus wirken, die durch den Geniohyoideus auf die Unterkieferspitze übertragen wird.

---

[1] Eine Nebenwirkung, die ich aber nicht weiter verfolgt habe, kommt dann der vom knorpligen Annulus tympanicus entspringenden Portion des Kaumuskels zu, den ich als „Masseter major“ bezeichne. Durch die Contraction derselben bei jeder Schluckbewegung wird das Trommelfell etwas gespannt, und damit dem Andrängen der natürlich nach allen Seiten ausweichenden Luft bei der Inspiration entgegengearbeitet. Die zu erwartende gleichzeitige Contractien der vom Annulus tympanicus entspringenden Portion des Depressor mandibulae glaube ich auch einige Male beobachtet zu haben; indessen habe ich, wie bemerkt, den Gegenstand nicht genauer verfolgt.

	Aspiration	Exspiration	Inspiration	Nasenschluss
Sternohyoideus	+	+	—	—
Omohyoideus	+	+	—	—
Petrohyoidei	—(?)	—	+	—
Geniohyoidei	—	—	+	—
Genioglossus + Hyoglossus	—	—	+	—
Submaxillaris	—	—	+	—
Subhyoideus	—	—	+	—
Submentalis	—	—	+	+
Kaumuskeln	+	+	++	++
Bauchmuskeln	—	+	—	—

III. Allgemeine Bemerkungen.

1. Zur Athmung der Urodelen.

Dass die mit Lungen ausgestatteten Salamander nach demselben Typus athmen, wie die Frösche, hat Panizza, entgegen Haro, festgestellt. Eine Frage aber, die noch einmal geprüft zu werden verdient, ist auch hier die nach dem Verhalten der Nasenöffnungen. J. G. Fischer, der hinsichtlich der Batrachier die Angaben von Dugès und Ecker referirt, hat bei Perennibranchiaten und Derotremen in der Umgebung der Nasenlöcher keine Muskelfasern auffinden können. Ja, er hat sogar bei einem lebenden Riesensalamander constatirt, dass dessen Nasenlöcher permanent, in allen Phasen der Athmung, offen bleiben, und stellt somit bei den Perennibranchiaten und Derotremen an den äusseren Nasenöffnungen jede Klappenvorrichtung in Abrede. Dagegen sind nach ihm bei Amphiuma, Menopoma, Siren,[1] Menobranchus die inneren Nasenöffnungen durch Hautsäume verschliessbar, während bei Siredon der Verschluss der inneren Nasenöffnungen durch die Zungenbeinhörner bewerkstelligt wird.

So zeigen also die Amphibien hierin einen Unterschied, der mit der Gesammtconfiguration des Schädels zusammenhängt: bei den Urodelen mit ihrem starren festen Zwischenkiefer und ihrem noch sehr primitiven Nasengerüst ist das Ventil an den inneren Nasenöffnungen in Form von Schleim-

[1] Bei Siren soll sich nach Fischer an die hintere der drei Hautfalten in der Umgebung des inneren Nasenloches ein kleiner Muskel ansetzen. (?)

hautfalten angebracht, während bei den Anuren mit ihrem leichter gebauten Schädel und ihrem hoch ausgebildeten Ethmoidalgerüst Theile der festen Kapsel selbst als Klappenapparat Verwendung finden.

2. Die Athmung der Froschlarve.

Ausserordentlich interessant ist der Vergleich des Athmungsmechanismus beim erwachsenen Frosche mit dem bei der Kaulquappe, dessen genauere Kenntniss wir Fr. Eilhard Schulze (28) verdanken. Was früher für die Kiemenathmung der Fische angenommen, für diese aber von P. Bert (2) widerlegt wurde: dass nämlich das Wasser durch die Kiemenspalte hindurch „geschluckt" werde, ist bei den Kaulquappen verwirklicht. Bei diesen ist in der That schon ein ähnlicher Druckpumpenmechanismus ausgebildet, wie er später beim erwachsenen Frosch die Luft in die Lungen besorgt, im Gegensatz zu dem Saugpumpenmechanismus, der die Fischathmung charakterisirt.[1]

Nach F. E. Schulze spielt sich die Athmung der Kaulquappe in der Weise ab, dass diese zunächst bei geöffnetem Munde durch Senken des Mundhöhlenbodens Wasser durch die Mund- und Nasenöffnung in den Mundrachenraum aspirirt, und dann bei geschlossenem Munde durch Heben des Mundhöhlenbodens dasselbe durch die Kiemenkorbhöhlen und durch die Kiemenspalten in den Peribranchialraum, und von dort durch das Spiraculum nach aussen befördert. Es handelt sich also um eine ähnliche „Schluckbewegung", wie bei der Athmung des erwachsenen Frosches. In der Benennung der einzelnen Phasen möchte ich von F. E. Schulze abweichen; während dieser die erste Phase als „Inspiration", die zweite als „Exspiration" bezeichnet, scheint es mir zweckmässiger, für die Aufnahme des Wassers in die Mundhöhle auch die Bezeichnung „Aspiration" zu setzen; dann wäre das Hindurchpressen des Wassers durch die Kiemen-

---

[1] Die Curven von P. Bert (2) lassen die successive erfolgende Erweiterung der einzelnen Räume, die das Wasser zu passiren hat, sehr gut erkennen. — Jene Verschiedenheit zwischen der Kiemenathmung beim Fisch und bei der Froschlarve steht in schönem Einklang mit der Construction des Kiemenkorbes bei beiden: während bei den Fischen die gegliederten Branchialia einen in grossem Maasse erweiterbaren Kiemenraum schaffen, somit die Bedingungen für eine Ansaugung gegeben sind, ist das Hyobranchialskelet der Anuren, wie ich kürzlich erst (11) betonte, ein knorpliges Continuum, in dem nirgends eine Gelenk- oder fibröse Verbindung sich findet. Die Biegsamkeit der dünnen Knorpelspangen lässt nun zwar eine gewisse Erweiterung der Kiemenkorbhöhlen und der Kiemenspalten zu, indessen würde diese doch wohl nicht ausreichen, um die nöthige ansaugende Wirkung auszuüben. Daher denn hier als *vis a tergo* die Mundhöhlenverengerung eintritt, bei der der Kiemenkorb sich mehr passiv verhält.

spalten die „Inspiration“ (wenn man als „Inspiration“ ganz allgemein bezeichnet: die Bewegungen, deren unmittelbare Wirkung es ist, das zur Respiration dienende Medium an die respirirende Schleimhaut zu bringen); als „Exspiration“ würde dann nur die Entfernung des Wassers aus dem Peribranchialraum durch das Spiraculum aufzufassen sein. Allerdings schliessen sich beim normalen Rhythmus Inspiration und Exspiration unmittelbar an einander an und finden im Wesentlichen wohl unter der Wirkung derselben Vis a tergo, der Verkleinerung der Mundhöhle, statt, indessen kann ja, wie F. E. Schulze beschreibt, die Contraction des M. subbranchialis auch dem Acte der „Exspiration“ eine grössere Selbständigkeit verleihen. Der Athmungsrhythmus bei den Kaulquappen ist demnach normaler Weise: Aspiration — Inspiration — Exspiration.

Ein etwas genaueres Eingehen auf die beiden Mechanismen der Respiration (bei der Kaulquappe und beim umgewandelten Frosch) lehrt nun, dass auch die in Betracht kommenden motorischen Kräfte vielfach dieselben sind.[1] So wird aus den Beobachtungen von F. E. Schulze bei der Erweiterung der Mundhöhle die Mitbetheiligung des M. diaphragmatobranchialis so gut wie sicher, des Muskels, der bei der Metamorphose den M. sterno-hyoideus aus sich hervorgehen lässt. Hinsichtlich der Verengerung der Mundhöhle scheint allerdings ein gewisser, wenn auch vielleicht nur gradueller Unterschied zu bestehen. Während dieselbe nämlich beim erwachsenen Frosche, wie mitgetheilt, wesentlich durch die zum Gebiet des Glossopharyngeus und Vagus gehörigen Mm. petrohyoidei besorgt wird, spielen bei der Larve für den gleichen Zweck zwei zum Hyalbogen (N. VII) gehörige Muskeln die Hauptrolle: der Mm. orbito-hyoideus und subhyoideus (= Pars superficialis des M. quadrato-hyalis und M. subhyalis mihi [11. S. 409]); die „Levatores arcuum branchialium“ aber, aus denen die Petrohyoidei hervorgehen, sollen nicht bei der Hebung, sondern bei der Senkung des Mundhöhlenbodens dadurch in Thätigkeit treten, dass sie die oberen Enden der Branchialia nach aufwärts ziehen (der Kiemenkorb macht also eine ähnliche Drehbewegung durch, wie der Zungenbeinknorpel des erwachsenen Thieres). Diese Angabe würde entsprechen der oben mitgetheilten von N. Wedenskii, nach der bei den gewöhnlichen „ventilirenden“, sowie bei den „entleerenden“ Respirationsbewegungen die Erweiterung der Mundhöhle mit Contraction der Mm. petrohyoidei posteriores verbunden

[1] Wenn ich hier auf einen ganz genauen Vergleich verzichte, so geschieht es, weil ich bis jetzt den Athmungsmechanismus der Kaulquappen nicht selbst beobachtet habe, und dann, weil ich seiner Zeit bei der Untersuchung der Schädelentwickelung fand, dass die Umwandlungen der larvalen Kopfmusculatur in die definitive noch keineswegs richtig bekannt seien. Eine specielle Untersuchung dieses Punktes würde mich aber für den Augenblick zu weit abgeführt haben.

sei. Eine Betheiligung der Levatores arcuum branchialium bei der Mundverengerung wird von F. E. Schulze nicht erwähnt; für ausgeschlossen möchte ich sie jedoch nicht halten. Immerhin besteht hier eine Differenz, die wohl dadurch zu erklären ist, dass beim umgewandelten Frosch der Eingang zu dem Respirationsorgan, der Aditus laryngis, weiter hinten am Boden der Rachenhöhle liegt, als bei der Larve der Eingang zu den Kiemenhöhlen. So wird es verständlich, dass bei der Larve noch Muskeln des Zungenbeinbogens die wichtigste Rolle bei der Hebung des Mundhöhlenbodens spielen und dass diese Rolle beim umgewandelten Thier auf Muskeln übergeht, die im Bereich des neuen respiratorischen Eingangs, also weiter hinten, gelagert sind. — Sehr gut stimmt dann aber wieder zu dem Verhalten beim erwachsenen Frosch, dass die Kaumuskeln der Larve bei der Schluckbewegung mit contrahirt werden. Und zwar hat hier diese Contraction den äusserlich sichtbaren Effect, dass das Maul geschlossen wird, während, wie geschildert, beim erwachsenen Frosch durch jene Contraction der Maulschluss jedesmal nur verstärkt wird und zugleich die Nasenlöcher dadurch geschlossen werden. Kurzum, die Uebereinstimmungen sind sehr zahlreich und werden sich möglicher Weise bei genauerem Zusehen als noch weitergehend herausstellen.

Es ist überhaupt nur ein Moment, das einen wesentlichen Unterschied zwischen der Athmung der Larve und der des erwachsenen Thieres bezeichnet: die Phase der Exspiration beim erwachsenen Thier. Denn der Typus der Larvenrespiration ist ja: Aspiration—Inspiration—(Exspiration); der der Froschrespiration: Aspiration – Exspiration – Inspiration. Bei beiden aber ist die Mundhöhle als Motor zwischen das zur Respiration dienende Medium und das respirirende Organ zwischengeschaltet, sie fungirt zuerst als eine Saugpumpe (Aspiration) und dann als Druckpumpe (Inspiration).

Und diese Ueberlegung ergiebt einen wichtigen Schluss: dass nämlich das Centrum der Athmung, so verschiedenartig dieser Vorgang bei der Larve und dem ausgebildeten Thier auf den ersten Blick auch ist, doch bei der Metamorphose dasselbe bleiben kann; denn die Bewegungen, die der Respiration dienen, bleiben im Wesentlichen dieselben, und der Hauptunterschied, die wichtigste Modification, die bei der Metamorphose in Kraft zu treten hat, ist die Einschaltung der Exspiration, d. h. der Bauchmuskelcontraction, in die Kette der Bewegungen vor der Inspiration.

So nehmen also die Amphibien eine Sonderstellung gegenüber allen anderen Wirbelthieren ein. Wie der Mechanismus ihrer Lungenathmung ein wesentlich verschiedener ist von dem der anderen luftathmenden

Wirbelthiere,[1] so ist der Mechanismus ihrer Kiemenathmung im Larvenleben ein ganz anderer als der der Fische. Mit ihrem Druckpumpenmechanismus stehen sie allen anderen Wirbelthieren gegenüber, deren Athmung sich vermittelst eines Saugpumpenmechanismus vollzieht, und von denen, wie das Heinemann (15) gezeigt hat, nur noch die Saurier sich daneben auch des alten, von den Amphibien überkommenen, Schluckmechanismus zur Athmung bedienen können.

---

[1] Auf die interessante und wichtige Frage: „Wie athmen die Dipnoër?" finde ich eine Antwort in einer Mittheilung die den Titel führt: „*Contribution à l'étude du mécanisme respiratoire des Dipnoiques et de leur passage de la torpeur estivale à la vie active.*" Sie befindet sich als Separatabdruck in einem der „Sammelbände" der Bibliothek des Freiburger anatomischen Institutes; als Druckort ist Lyon vermerkt; Autor und Zeitschrift sind nicht genannt. Der unbekannte Autor kommt zu dem Resultat, dass sich die Lungenathmung bei den Dipnoërn nicht durch einen Schluck-, sondern durch einen Saugmechanismus vollzieht, an dem die Senkung des Hyobranchialskeletes in erster Linie betheiligt ist. Sie bleiben also bei der Luftathmung dem Mechanismus ihrer Wasserathmung im Wesentlichen treu.

Litteraturverzeichniss.

(Die mit einem * versehenen Arbeiten konnte ich nicht selbst einsehen.)

---

1. Bert, P., Des mouvements respiratoires chez les Batraciens et les Reptiles. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie.* 1869. VI ème Année.

2. Derselbe, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration.* Paris 1870.

3. Born, G., Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. *Morphologisches Jahrbuch.* 1877. Bd. II.

4. Brémond, Expériences sur la respiration. *Histoire de l'Académie royale des Sciences.* Paris 1741. Année 1739.

5. Camerano, L., Recherches anatomo-physiologiques sur les Salamandres normalement privées de poumons. *Archives italiennes de Biologie.* 1894. T. XXI. (Die ausführliche Abhandlung, die ich nicht zur Hand hatte, steht in *Atti della R. Academia delle scienze di Torino.* Vol. XXIX.)

6. Cuvier, G., *Vorlesungen über vergleichende Anatomie.* Uebersetzt von Froriep und Meckel. Leipzig 1809—1810. Bd. IV.

7. Dugès, A., Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. *Mémoires présentées à l'Académie royale des sciences.* Paris 1835. Tome VI.

8. Ecker und Wiedersheim, *Die Anatomie des Frosches.* Braunschweig 1864—1882. Theil I in 2. Aufl. 1887.

9. Fischer, J. G.. *Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen.* Hamburg 1864. Erste Abhandlung, dritter Theil.

10. Gaupp, E., Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordial-Cranium und Kieferbogen von Rana fusca. *Morphologische Arbeiten.* Herausg. von G. Schwalbe. Bd. II. 2. Heft.

11. Derselbe, Beiträge zur Morphologie des Schädels. II. Das Hyobranchialskelet der Anuren und seine Umwandlung. *Ebenda.* Bd. III. 3. Heft.

12. Derselbe, Mittheilungen zur Anatomie des Frosches. IV. Ueber die angeblichen Nasenmuskeln des Frosches nebst Bemerkungen über die „Hautmuskeln" der Anuren überhaupt, *Anatomischer Anzeiger.* Bd. XII. Nr. 1.

13. Haro, Mémoire sur la respiration des Grenouilles, des Salamandres et des Tortues. *Annales des sciences naturelles.* Paris 1842. II. série. T. XIII. Zoologie.

14. Heinemann, C., Ueber den Respirationsmechanismus der Rana esculenta und die Störungen desselben nach Durchschneidung der Nervi vagi. Virchow's *Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie.* 1861. Bd. XXII.

15. Heinemann, C., Ueber die Athembewegung der Reptilien. Pflüger's *Archiv für die gesammte Physiologie*. 1877. Bd. XV.

16. Derselbe, Ueber nicht der Lungenrespiration dienende sogenannte „oscillatorische" Kehlbewegungen bei Amphibien, Reptilien und Vögeln. *Ebenda*. 1884. Bd. XXXIV.

17. *Herhold, Sur la manière de respirer des Grenouilles. *Bulletin de la Société philomatique*. 1800—1802. Ann. VII. T. II.

18. Holl, M., Zur Anatomie der Mundhöhle von Rana temporaria. *Sitzungsber. der kais. Akademie der Wissenschaften*. 1887. III. Abthlg.

19. *Laurenti, *Synopsis Reptilium*. Viennae 1768.

20. Malpighi, *Opera posthuma*. Londini 1697.

21. Marcacci, A., L'asphyxie chez les animaux à sang froid. *Archives italiennes de Biologie*. Turin 1894. T. XXI. (Die ausführliche Arbeit steht in *Atti della Società Toscana di scienze naturali à Pisa*. 1894. Vol. XIII.)

22. Martin, H. Newell, The normal respiratory movements of the frog, and the influence upon its respiratory centre of stimulation of the optic lobes. *The Journal of Physiology*. 1878—79. Vol. I.

23. Martin-Saint-Ange, J. G., Recherches anatomiques et physiologiques sur les organes transitoires et la métamorphose des batraciens. *Annales des sciences naturelles*. Paris 1831. T. XXIV.

24. *Milne-Edwards, H., *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux*. Paris 1857—1865.

25. *Morgagni, *Adversaria anatomica V*. 1706—1719. Animadversio 29.

26. Panizza, Observations zootomico-physiologiques sur la respiration chez les grenouilles, les salamandres et les tortues. *Annales des sciences naturelles*. 1845. III. série. Zoologie. T. III.

27. *Sanderson, Burdon, *Handbook for the physiological laboratory*. London 1873.

28. Schulze, Franz Eilhard, Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. II. Mittheilung. Skelet, Musculatur, Blutgefässe, Filterapparat, respiratorische Anhänge und Athmungsbewegungen erwachsener Larven von Pelobates fuscus. *Abhandlungen der kgl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin*. 1892.

29. Swammerdam, Tractatus physico-anatomico-medicus de respiratione usuque pulmonum etc. *Lugduni Batavorum*. 1679. Ed. alt. 1738.

30. Townson, R., *Observationes physiologicae de amphibiis. Pars prima. De respiratione*. Göttingae 1794. * *Partis primae de respiratione continuatio*. Göttingae 1795.

31. Volkmann, A. W., Von dem Bau und den Verrichtungen der Kopfnerven des Frosches. Müller's *Archiv*. 1838.

32. Wedenskii, N., Ueber die Athmung des Frosches (Rana temporaria). Pflüger's *Archiv für die gesammte Physiologie*. Bonn 1881. Bd. XXV.

33. Wiedersheim, R., Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1876. Bd. XXVII.

Versuche
über die künstliche Befruchtung von Kanincheneiern.

Von

Dr. med. W. S. Grusdew
aus St. Petersburg.

(Aus dem physiologischen Institut zu Kiel.)

(Hierzu Taf. XII.)

Man weiss, dass die künstliche Befruchtung der Eier bei den niederen Wirbelthieren keinerlei Schwierigkeiten macht und schon im vorigen Jahrhundert mit gutem Erfolg ausgeführt wurde. Besonders leicht ist die künstliche Befruchtung von Fischeiern, welche heutzutage auch im praktischen Leben ausgedehnte Anwendung findet. Ganz anders steht es dagegen mit der künstlichen Befruchtung der Eier bei den höheren Wirbelthieren, besonders bei Säugethieren. Zwar machte schon Spallanzani[1] einige Versuche in dieser Richtung, aber sein Beispiel hat bei anderen Forschern wenig Nachahmung gefunden. Dazu war die Befruchtung bei den Spallanzani'schen Versuchen nicht völlig künstlich: er führte nämlich nur Samen künstlich in die Vulva einer Hündin ein, die Eier aber lösten sich auf dem ganz natürlichen Wege. Nach Spallanzani finden wir in der Litteratur nur zwei der beregten Frage gewidmete Arbeiten, welche den Prof. Schenk in Wien und Prof. Ott in St. Petersburg zu Verfassern haben.

Bei Schenk's Versuchen[2] war die Befruchtung völlig künstlich: die Entnahme der Eier und des Samens, wie auch die Befruchtung der ersteren durch den letzteren, geschah dabei ganz auf dem künstlichen Wege. Aber

[1] Hermann's *Handbuch der Physiologie.* Bd. VI. Th. 2. Hensen, *Physiologie der Zeugung.* Leipzig 1881. S. 114.

[2] Das Säugethierei künstlich befruchtet ausserhalb des Mutterthieres. *Mittheil. aus dem embryol. Institut in Wien.* Wien 1878. Hft. 2.

dieser Forscher behandelte die so befruchteten Eier unter zu unnatürlichen und unter, für die weitere Entwickelung derselben, zu ungünstigen Umständen; die Eier blieben nämlich bei seinen Experimenten die ganze Zeit ausserhalb des Genitalapparates, auf einem Stricker'schen heizbaren Objecttische, wo sie unter dem Mikroskop beobachtet wurden. Es ist sehr begreiflich, dass Schenk unter solchen Bedingungen nur sehr wenige Veränderungen des befruchteten Eies verfolgen konnte; es gelang ihm nicht einmal, das erste Stadium der Einfurchung zu sehen.

Der andere Forscher, Ott,[1] nahm bei seinen Versuchen den Samen aus den Samenleitern der Kaninchenböcke und führte denselben sofort in die Peritonealhöhle der Kaninchenweibchen nahe den Ovarien ein; die Eier lösten sich dabei auf dem natürlichen Wege ab, also war die Befruchtung bei den Ott'schen Experimenten nicht völlig künstlich. Von den 16 so angestellten Versuchen — 14 davon bei Kaninchen, welche soeben oder höchstens vor zwei Tagen geworfen hatten, 2 bei solchen, wo dies vor längerer Zeit geschehen war —, verlief einer positiv, indem Schwangerschaft, und zwar intrauterine, eintrat.

Schenk und Ott blieben die einzigen Forscher, welche in neuerer Zeit sich mit der künstlichen Befruchtung der Säugethiereier beschäftigten. Versuche in dieser Richtung verdienen es jedoch, dass ihnen grössere Aufmerksamkeit und Mühe zugewendet wird: erstens haben sie ohne Zweifel ein grosses wissenschaftliches Interesse, weil bei ihnen der Forscher hoffen kann, viele dunkle Seiten der Frage der Befruchtung und Furchung der Eier aufzuklären; zweitens ist es nicht unwahrscheinlich, dass sie in Zukunft auch eine praktische Bedeutung bekommen können. Diese letztere Hoffnung könnte zu kühn erscheinen; aber Jakobi, welcher die künstliche Befruchtung von Fischeiern zuerst ausführte, hatte sicher nicht erwartet, dass seine Experimente einen neuen Zweig der Industrie begründen würden.

Deshalb nahm ich mit grossem Dank den Vorschlag des verehrten Hrn. Prof. Hensen an, in seinem Laboratorium und unter seiner unmittelbaren Leitung mich mit der künstlichen Befruchtung der Eier von Säugethieren zu beschäftigen. Bei diesen Versuchen sollte die Befruchtung völlig künstlich sein, doch sollten die befruchteten Eier nachher in solchen Bedingungen bleiben, wie sie möglichst den natürlichen entsprechen.

Der Idee des Hrn. Prof. Hensen folgend, legte ich meiner Arbeit folgenden allgemeinen Plan zu Grunde: man musste durch Laparotomie bei Kaninchen und Meerschweinchen bis zu den Tuben gelangen, dann in

[1] Mittheilung in der Gesellschaft für Geburtshülfe in Leipzig 15. Mai 1882. *Centralblatt für Gynäkologie.* 1882. Nr. 36.

das Ostium abdominale derselben Samen und Eier einführen, und darauf nach kürzerer oder längerer Zeit die Veränderungen untersuchen, welche die Eier im Genitalapparate erfahren hatten. Bei einer nur sehr kleinen Zahl von Versuchen musste ich von diesem Plan abweichen; sechs Versuche nämlich wurden nur mit Eiern ohne Samen gemacht, und in drei weiteren Versuchen war die Befruchtung nicht völlig künstlich, in zwei Fällen wurden nur die Eier bei belegtem Weibchen künstlich gelöst und in einem wurden die auf natürlichem Wege gelösten Eier künstlich befruchtet.

Obgleich dieser Plan auf den ersten Blick sehr leicht erscheint, stiess seine Ausführung doch auf viele Hindernisse. Mit Meerschweinchen war es wegen der Kleinheit ihres Genitalapparates zu schwer zu experimentiren, und wir mussten uns auf Versuche mit Kaninchen beschränken. Aber auch mit diesen Thieren war es nicht leicht zu arbeiten, und wir mussten die ersten 33 Versuche hauptsächlich der Ausarbeitung der Methode widmen.

Zunächst erwies sich unsere Hoffnung, Samen von dem Kaninchenbock auf natürlichem Wege zu bekommen, als aussichtslos, weder mechanischer Reiz, noch der elektrische Strom und andere von uns angewendete Mittel vermochten die Ejaculation des Samens hervorzurufen. Wir mussten also bei jedem Experiment die ganze Samendrüse ausschneiden und den Samen aus dem Vas deferens aufnehmen, was unsere Arbeit bedeutend complicirte; in einigen Fällen wurde der so gewonnene Samen vorläufig mit Prostatasecret gemischt. Noch schwieriger zeigte sich das Erlangen und Uebertragen der Eier in die Tuben. Zuerst bekamen wir Eier aus dem Eierstock des operirten Thieres durch einfache Einstiche in die Graaf'schen Follikel mit einem kleinen lanzenförmigen Messer, wie es die Augenärzte zum Einstechen der Cornea benutzen; sobald der Inhalt des Follikels austrat, wurde er mit einem kleinen Pinsel auf die Fimbrien aufgestrichen. Aber dabei fanden wir nur eine sehr kleine Zahl von Eiern in der Tube: vielleicht waren einige in den Follikeln geblieben oder, wenn sie auch aus den Follikeln austraten, in der Bauchhöhle verloren gegangen. Deshalb fingen wir an, bei den weiteren Versuchen die Eier aus den Follikeln mit einer dünnen spitzen Glasröhre zu entnehmen; bei dem Einstechen in den Follikel saugt eine solche Röhre vermöge der Capillarität ganz vortrefflich den ganzen Inhalt des Follikels sammt seinem Ei ein. Das auf solchem Wege erhaltene Ei wurde dann durch das Ostium abdominale der Tube oder durch einen Einschnitt in dieselbe eingeblasen; auf dieselbe Weise wurde auch der Samen in die Tube eingeführt. Aber auch dieses Verfahren gab uns noch keine befriedigende Resultate, weil die einzeln eingeblasenen Eier vielleicht durch die nachfolgende Luft gleich wieder aus der Tube herausgetrieben wurden. Nach vielen Versuchen fanden wir zuletzt eine Methode,

welche uns ziemlich guten Erfolg brachte. Die Technik unserer Experimente stellte sich nach dieser Methode folgendermaassen dar.

Vor der Ausführung des Experimentes wurden bei dem zu demselben bestimmten Weibchen die Haare auf beiden Ileolumbalregionen sorgfältig rasirt und alles für die streng aseptische Ausführung der Operation nothwendige vorbereitet. Nachdem alles fertig war, wurde das Thier auf einem gewöhnlichen Vivisectionstische festgebunden, das Operationsfeld wurde mit Seife, Sublimatlösung und sterilisirter Kochsalzlösung gereinigt, und einer der Assistenten fing an, das Thier mit Aether zu narcotisiren. Mit Unterstützung eines anderen Assistenten nahm ich — in einer Reihe von Versuchen — den Bock, band ihn fest, narcotisirte ihn rasch und schnitt eine Samendrüse aus. Letztere wurde darauf in den Termostaten gestellt und dort bei 37 ° C. erhalten.[1] In einer anderen Reihe von Versuchen wurde der Samen von einem eben getödteten Bock genommen.

Hierauf fing ich die Operation bei dem Weibchen an. Der Operationsschnitt wurde von der Spina ossis ilei ausgehend um einen Finger breit nach vorn und oben aufwärts gezogen und war meistens 4 cm lang. Ich durchschnitt nacheinander die Haut, die Fascien, die Muskeln, das properitoneale Fett und zuletzt das Peritonaeum. Gewöhnlich gelang es mir gleich die Tube und den Eierstock zu finden. Alsdann schloss ich die Wunde mit einem warmen Wattetampon und nahm aus dem Thermostaten die für das Sammeln und Vermischen des Samens und der Eier bestimmte Glasröhre. Dieselbe war von dem Assistenten des physiologischen Instituts Hrn. Dr. Klein construirt und hatte die auf der Zeichnung dargestellte Form. In diese Röhre führte ich vermittelst der spitzen Röhren zuerst Samen und dann Eier ein. Diese nahmen wir Anfangs aus dem in loco gelassenen Eierstock des operirten Weibchens, aber dies war sehr unbequem: es war sehr schwer, denselben zu fixiren, denn bei dem Einstechen in die Follikel glitt er immer wieder aus der Pincette, und deshalb war der

[1] Diese Vorsicht war eigentlich überflüssig, fand doch Mantegazza (*Gazetta medica italiana lombarda.* 1886. Nr. 34), dass die Spermatozoen sehr wohl eine viel niedere, wie auch eine viel höhere Temperatur ohne Schaden vertragen können.

richtige Einstich oft schwer auszuführen; ausserdem blutete das Organ sehr stark beim Einstechen und die Manipulationen waren für das Thier schmerzlich, da es zuweilen trotz der Narkotisation heftig zappelte und dadurch noch mehr das Herausnehmen der Eier erschwerte. Bei den weiteren Experimenten schnitt ich daher zuerst den Eierstock aus und brachte nachher die Eier in die Sammelröhre. Noch öfter nahm ich die Eier aus den Eierstöcken eines anderen Weibchens, welches speciell für diesen Zweck getödtet wurde. Auf die eine oder die andere Weise führte ich das Herausnehmen der Eier aus, jedenfalls wurde diese Operation mit möglichster Schnelligkeit gemacht, damit die Eier durch die Kälte nicht leiden konnten.

Sobald ich mit dem Herausnehmen der Eier und des Samens fertig war, sperrte ich vermittelst eines Canülenhakens das Ostium abdominale der Tube auf, führte in dasselbe die Spitze der Sammelröhre ein und, während der Assistent die Röhre hielt, legte ich eine Ligatur auf das Abdominalende der Tube derart, dass sie die Tube mit der eingesetzten Röhrenspitze einschnürte. Die Ligatur wurde nur mit einem Knoten gemacht. Dann schloss der Assistent die obere Oeffnung der Röhre mit dem Finger und blies den Inhalt derselben in die Tube. Diese Operation bedurfte besonderer Vorsicht, weil nicht zu viel Luft in die Tube eingeblasen werden durfte. Sobald die Röhre leer war, wurde sie herausgenommen, und zugleich wurde die Ligatur zugezogen. Bei einigen Versuchen legte ich ausser dieser Ligatur noch eine zweite auf das Uterushorn. Dies geschah in den Fällen, wo die Eier später als nach 24 Stunden nach der Operation untersucht werden mussten, weil sie bei unseren Experimenten sehr rasch durch die Tube gingen und schon während des zweiten Tages zum Uterus gelangten, wo es dann sehr schwer war, sie zu finden. Leider hatten die Ligaturen auch ihre nachtheilige Seite, sie riefen nämlich im Uterus immer die Bildung von Hydrometrea und in den Tuben oft von Hydrosalpinx hervor; aber dies war ein Uebelstand, gegen welchen nichts zu machen war.

Nach Beendigung der Operation nähte ich die Wunde mit zwei Reihen Seitennähten zu: eine Reihe wurde auf Peritonaeum und Muskeln gesetzt und die zweite — auf die Haut. Zuletzt wurde auf die Wunde ein antiseptischer Verband aus Protectiv, Jodoformgaze, Watte und Binden gelegt. Die ganze Operation wurde unter strenger Beobachtung der Aseptik ausgeführt. Zwar wurde dabei Sublimatlösung benutzt, aber nur für die vorläufige Desinfection der Hände und des Operationsfeldes; die letzten Spuren des Sublimats wurden später mit sterilisirter Kochsalzlösung abgewaschen, damit kein Theilchen desselben die Eier schädigen konnte.

Nach kürzerer oder längerer Zeit wurde bei demselben Thiere eine zweite Operation auf der anderen Seite gemacht. Zuletzt wurde das Thier

getödtet und ich fing an, die Eier zu untersuchen und zwar in frischem Zustande. Zu diesem Zwecke wurden beide Tuben des Thieres ausgeschnitten und sorgfältig von Fett und den Resten des Ligamentum latum gereinigt. Weiter wurden sie auf den Objectträger gebracht, auf welchem ich mit dem Messerrücken ihren Inhalt ausstrich. Dieser wurde dann mit physiologischer Kochsalzlösung gemischt und unter dem Mikroskop untersucht.

Die Weibchen, von denen die Eier bei meinen Versuchen genommen wurden, hatten verschiedenes Alter: einige waren sehr jung und hatten noch nicht geworfen, andere hatten schon geworfen; einige wurden in der Brunstzeit[1] operirt, andere aber ausserhalb der Brunst; einige waren zur Zeit des Versuches schwanger, andere wurden kurz nach dem Werfen für den Versuch genommen, noch andere ziemlich lange Zeit nach dem Werfen Von Böcken wurden für die Versuche nur solche genommen, bei welchen man die Anwesenheit im Samen sich bewegender Spermatozoa mikroskopisch constatiren konnte.

Im ganzen zählt vorstehende Arbeit 88 Versuche; von diesen wurden die ersten 33 vorläufigen Experimente in Gemeinschaft mit Hrn. Prof. Hensen gemacht; bei den übrigen Versuchen wurden ihm nur die gefundenen Eier von mir demonstrirt. Von allen diesen Versuchen wurden nur in 28 Fällen Eier gefunden, bei den übrigen 60 aber gab die Untersuchung derselben ein negatives Resultat. Letzterer Umstand erklärt sich aus der Schwierigkeit der Technik unserer Versuche: in einigen Versuchen nämlich gelang es uns nicht Eier in die Tuben einzuführen; in anderen — dort nämlich, wo ich Tuben und Uterus nicht umband — waren die eingeführten Eier entweder zurück durch das Ostium abdominale in die Bauchhöhle geglitten, oder zu rasch durch die ganze Tube gegangen und in dem Uterus verloren gegangen; in dritten Fällen — wo Tube und Uterus umbunden waren — blieben die Eier in den Tuben, aber das, durch die Unterbindung gebildete, Hydrosalpinx erschwerte die Praeparation der Tuben, bei welcher die, oft an den Wundrändern angewachsenen, Tuben zuweilen aufgerissen wurden, und ihr Inhalt sammt den Eiern herausfloss; in vierten Fällen endlich wurden die Eier bei der mikroskopischen Untersuchung nicht bemerkt, was besonders bei unreifen Eiern leicht möglich war, weil sie bei der Untersuchung zuweilen noch von den Zellen der Membrana granulosa umgeben waren.

Ich führe hier die kurzen Protocolle nur derjenigen Versuche an, in denen Eier gefunden wurden.

---

[1] Nach Hensen's Beobachtungen (Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. *Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte.* 1876. Bd. I) dauert die Brunstzeit bei den Kaninchen in Kiel von April bis Juli.

Versuch VII.

Operation 7. Mai 1895 um 10 Uhr Vormittags, bei einem Weibchen, welches im vorigen Jahre geworfen hatte. Der Eierstock ist $1 \cdot 5^{cm}$ lang, blass und hat ziemlich grosse Follikel. Drei von diesen wurden mit dem lanzenförmigen Messer angestochen und ihr Inhalt (ohne Samen) wurde auf die Fimbrien mit dem Pinsel aufgestrichen.

Section 8. Mai um 3 Uhr 30 Min. Nachmittags. Die Bauchhöhle ist normal. Der Eierstock und die Tube sind frei. In der Pars interstitialis der Tube neben dem Uterushorn wurde ein Ei gefunden. Dasselbe ist von den Zellen der Membrana granulosa ganz frei. Die Eiweissauflagerung fehlt. Der Eidotter füllt die ganze Höhle im Innern der Zona pellucida. Das Keimbläschen kann man deutlich sehen.

Versuch XIII.

Operation 15. Juni um 11 Uhr Vormittags, bei einem alten Weibchen. Der Eierstock ist ungefähr $1 \cdot 75^{cm}$ lang, blass, enthält grosse Follikel, von welchen 6 angestochen und ihr Inhalt mit dem Pinsel auf die Fimbrien aufgestrichen wurde. Dann wurden $^3/_5$ der Tube (vom Abdominalende) unterbunden. Der Versuch wurde ohne Samen ausgeführt.

Section 16. Juni um 4 Uhr Nachmittags. Fossa iliaca enthält etwas von durchsichtiger Flüssigkeit. Die Tube und der Eierstock haften an den Wundrändern. Bei der Untersuchung des Tubeninhalts wurden neben der Ligatur 2 Eier gefunden. Beide Eier sehen ebenso wie das bei dem vorhergehenden Versuche gefundene Ei aus.

Versuch XIV.

Operation 16. Juni um 10 Uhr 15 Min. Vormittags, bei demselben Thier wie in Versuch XIII. Der Eierstock ist ebenso gross wie in Versuch XIII. 5 Follikel wurden angestochen und ihr Inhalt (wieder ohne Samen) auf die Fimbrien aufgestrichen.

Section 16. Juni um 4 Uhr Nachmittags. In der Fossa iliaca findet sich etwas blutige Flüssigkeit. Die Tube und der Eierstock sind frei. In der Tube wurde ein Ei gefunden, welches 2^{cm} vom Abdominalende lag. Dasselbe ist von ziemlich vielen Zellen der Membrana granulosa umgeben. Der Eidotter füllte den ganzen Eiraum und enthielt ein deutliches Keimbläschen.

Versuch XV.

Operation 29. Juni um 11 Uhr Vormittags, bei einem reifen Weibchen. Der Eierstock ist $1 \cdot 5^{cm}$ lang, sieht blass aus und hat ziemlich grosse Follikel, von welchen 5 mit der spitzen Glasröhre angestochen und der Inhalt in die Tube eingeblasen wurde. Nachher wurde der Samen ebendahin eingeführt und die Tube schliesslich 9^{cm} vom Abdominalende umbunden.

Section 30. Juni um 10 Uhr Vormittags. Das Peritonaeum ist normal. Die Tube ist frei. Bei der Untersuchung des Inhalts derselben wurde ein Ei neben der Ligatur gefunden. Dieses ist von den Granulosazellen ganz

frei. Sein Eidotter ist contrahirt und von der Zona pellucida durch einen concentrischen Raum gesondert. Das Keimbläschen ist unsichtbar. Weder im Innern des Eies noch in der Nähe desselben wurden Spermatozoa gefunden. Auch kann man im Ei keine Polkörperchen bemerken.

Versuch XVI.

Operation 7. Juli um 11 Uhr Vormittags, bei einem jungen Weibchen, welches niemals schwanger war. Der Eierstock ist blass, klein — seine Länge ist nur $1 \cdot 1^{cm}$ — und hat nur kleine Follikel. Nachdem er ausgeschnitten worden war, wurden 5 der grössten Follikel mit der spitzen Röhre angestochen und ihr Inhalt in die Tube eingeführt. Nachher wurde der Samen ebendahin eingeblasen. Endlich wurde die Tube am Uterushorn umbunden.

Section 9. Juli um 5 Uhr Nachmittags. In der Bauchhöhle wurde nichts Pathologisches gefunden. In der Tube wurden neben der Ligatur 4 Eier gefunden. Von diesen war nur eins in gutem Zustande. Es war von den Granulosazellen ganz frei; sein Eidotter contrahirt; Samenfäden im Innern des Eies und neben demselben fehlten; keine Polkörperchen. Drei andere Eier zeigten verschiedene Stadien der Degeneration, was besonders im Eidotter bemerkbar war, dagegen war die Zona pellucida viel besser conservirt. Der degenerative Process sah wie eine sogenannte trübe Schwellung mit folgender Vacuolisation aus.

Versuch XXV.

Operation 31. August um 10 Uhr Vormittags, bei einem alten Weibchen. Der Eierstock ist $1 \cdot 5^{cm}$ lang, stark hyperaemisch, hat ziemlich grosse Follikel, von welchen 6 mit der Glasröhre angestochen wurden. Ihr Inhalt wurde in die Tube durch einen Einschnitt neben dem Ostium abdominale eingeblasen. Durch diesen Einschnitt wurde auch der Samen eingeführt. Schliesslich wurde die Tube zweimal — neben dem Einschnitt und neben dem Uterushorn — umbunden.

Section 1. September um 10 Uhr Vormittags. Die Bauchhöhle ist normal. Die Tube zwischen den Ligaturen ist verdickt und enthält Flüssigkeit. Bei der Untersuchung ihres Inhalts wurde ein Ei gefunden. Dieses hat auf seiner Peripherie nur wenig Granulosazellen; die Eiweissablagerung fehlt. Der Eidotter ist in 2 ovale Körper, jeder mit deutlichem Kerne, getheilt. Ausserdem liegt im Eiraum ein Polkörperchen. In der Zona pellucida kann man 3 Spermatozoa erkennen. Die erste Furchung war hier also gerade vollendet.

Versuch XXVIII.

Operation 20. October um 10 Uhr 30 Min. Vormittags. Der Eierstock, welcher $1 \cdot 4^{cm}$ lang ist, enthält 3 frische Corpora lutea und nur kleine Follikel. Die Tube ist stark hyperaemisch. Dieselbe wurde neben dem Ostium abdominale eingeschnitten und durch diesen Einschnitt wurde zuerst der Samen und dann der Inhalt der 6 Follikel, welcher mittelst der spitzen Röhre aus dem abgeschnittenen Eierstock entnommen war, ein-

geführt. Endlich wurde die Tube zweimal — neben dem Einschnitt und 3 cm vom Uterushorn — umbunden.

Section 22. October um 3 Uhr 30 Min. Nachmittags. Cavum peritonei ist normal. Der Uterus ist schwanger mit 7 Früchten (10 tägige Schwangerschaft). Die Tube ist zwischen den Ligaturen stark verdickt und mit Flüssigkeit gefüllt (Hydrosalpinx). Bei der Untersuchung ihres Inhalts wurde neben der Ligatur ein Ei gefunden. Dasselbe ist von den Granulosazellen ganz frei. Die Eiweissumlagerung fehlt. Der Eidotter füllt den ganzen Eiraum. Das Keimbläschen kann man deutlich sehen. Keine Polkörperchen und keine Spermatozoa im Innern des Eies, obgleich viele lebendige Samenfäden um dieses schwimmen.

Versuch XXXVII.

Operation 7. December um 10 Uhr 30 Min. Vormittags, bei einem alten Weibchen. Der Eierstock ist 1·7 cm lang, sieht blass aus und hat ziemlich grosse Follikel, deren Inhalt in der Sammelröhre gesammelt wurde. Ausserdem wurden die Eier von einem jungen Weibchen, dessen Eierstöcke nur kleine Follikel enthielten, entnommen und in derselben Röhre gesammelt. Hier wurden die Eier mit dem Samen gemischt und das ganze Gemisch wurde in die Tube durch das Ostium abdominale eingeblasen. Bei dieser Operation durchstach der Assistent versehentlich die Tubenwand und das Gemisch ergoss sich grösstentheils in die Bauchhöhle. Nichtsdestoweniger wurden das Abdominalende der Tube und das Uterushorn umbunden.

Section 9. December um 10 Uhr Vormittags. Die Bauchhöhle ist normal. Die Tube ist in die Ligatur gerathen, in der Mitte umbunden. Neben dieser Ligatur wurde ein Ei gefunden. Dieses (s. Fig. 7) hat 170 μ im Durchmesser. Die Eiweissauflagerung fehlt. Von der Corona radiata blieben nur einige Zellen. Zona pellucida ist 19 μ dick; auf ihrer Peripherie kann man nur ein Spermatozoon bemerken. Der Eidotter ist in 8 verschieden grosse Kügelchen getheilt. Von diesen hat das eine, grösste Kügelchen den Durchmesser 80 μ, das zweite 45 μ, das dritte 50 μ, das vierte 25 μ u. s. w. Ausserdem kann man im Innern des Eies ein Polkörperchen sehen.

Versuch XLI.

Operation 15. December um 10 Uhr Vormittags. Die Eier wurden von einem jungen Weibchen, das nie geworfen hatte, entnommen. Seine Eierstöcke waren nur $1 \cdot 2 \times 0 \cdot 4$ cm gross und hatten nur kleine Follikel. Die Eier wurden mit dem Samen in der Sammelröhre gemischt und in die Tube durch die Abdominalöffnung eingeblasen. Nachher wurde das Abdominalende der Tube umbunden.

Section 16. December um 9 Uhr 30 Min. Vormittags. Die Peritonealhöhle ist normal. Die Tube ist frei und nicht verdickt. Bei der Untersuchung ihres Inhalts wurde in der Pars interstitialis ein Ei von 156 μ im Durchmesser gefunden. Dasselbe hatte auf seiner Peripherie nur wenige Zellen Coronae radiatae. Keine Eiweissablagerung. Um die Zona pellucida kann man viele lebendige Spermatozoa bemerken, aber nicht im Innern. Die

Zona pellucida ist 15 μ dick. Der Eidotter ist nur sehr wenig contrahirt. Im Innern desselben kann man ganz deutlich ein Keimbläschen sehen, welches ungefähr 30 μ im Durchmesser hat. Keine Polkörperchen.

Versuch XLII.

Operation 17. December um 10 Uhr 30 Min. Vormittags. Das Weibchen, welchem die Eier entnommen waren, hatte noch nie geworfen; seine 1·15 × 0·C5 ᶜᵐ grossen Eierstöcke enthielten nur kleine Follikel. Die Mischung aus Samen und Eiern wurde wie vorher in die Tube eingeführt, darauf das Abdominalende der Tube und das Uterushorn umbunden.

Section 19. December um 9 Uhr 30 Min. Vormittags. Die Bauchhöhle normal, die Tube frei. Bei der Untersuchung des Tubeninhalts wurden in der Ovarialhöhle der Tube 2 Eier gefunden. Eines hatte 120 μ im Durchmesser, das andere 132 μ; die Zona pellucida beider Eier war 17 μ dick. Um die Eier blieben nur einzelne Zellen der Corona radiata; die Eiweissablagerung fehlte. Beide Eier hatten deutliche Keimbläschen; ihr Eidotter war etwas contrahirt, körnig, mit kleinen Vacuolen; die letzteren fanden sich auch in der Zona pellucida. In beiden Eiern keine Richtungskörperchen. Die Spermatozoa im Innern der Zona pellucida und des Eiraumes fehlten, obgleich man sie um die beiden Eier in grosser Zahl bemerken konnte.

Versuch XLV.

Operation 22. December um 10 Uhr 30 Min. Vormittags. Die Eier wurden von einem jungen Weibchen, dessen einer Eierstock $1·1 \times 0·35^{cm}$ und der andere $0·95 \times 0·3^{cm}$ gross war, entnommen. Beide Eierstöcke enthielten nur kleine Follikel. Die Methode der Einführung der Eier und des Samens war dieselbe wie im vorhergehenden Versuche. Das Abdominalende der Tube und das Uterushorn wurden umbunden.

Section 24. December um 9 Uhr 15 Min. Vormittags. Die Bauchhöhle ist normal. Das umbundene Uterushorn ist bis zur Grösse eines kleinen Fingers verdickt und mit Flüssigkeit gefüllt, dagegen enthält die Tube nur sehr wenig Flüssigkeit. Bei der Untersuchung ihres Inhaltes wurden im Uterinende 2 Eier, in der Mitte 1 und im Abdominalende 3 Eier gefunden. Von den im Uterinende gefundenen Eiern hatte eines 165 μ im Durchmesser. Seine Zona pellucida war 25 μ dick und von den Zellen der Corona radiata ganz frei. Der Eidotter war contrahirt, körnig, ohne Keimbläschen; seine Durchmesser waren 102 μ und 90 μ. Im Raum zwischen dem Eidotter unde der Zona pellucida befand sioh ein Polkörperchen. Spermatozoa waren nur auf der Peripherie der Zona, aber nicht im Innern. Das zweite Ei hatte nur 96 μ im Durchmesser. Seine Zona pellucida war 15 μ dick und hatte auf ihrer Peripherie einzelne Granulosazellen. Der Eidotter füllte das ganze Innere des Eies; er war ohne Keimbläschen und enthielt ziemlich viele Fettkügelchen. Keine Richtungskörperchen. Spermatozoa waren nur um das Ei. Das in der Mitte gefundene Ei hatte 209 μ im Durchmesser. Seine 20 μ dicke Zona pellucida war von den Zellen der Corona radiata ganz frei. Das Keimbläschen war nicht zu sehen. Der Eidotter füllte den ganzen Eiraum und enthielt viele Fettkügelchen. Keine

Polkörperchen und keine Spermatozoa im Innern des Eies. Eines von den im Abdominalende gefundenen Eiern war 180 μ gross und hatte eine sehr dünne (nur 10 μ) Zona pellucida. Sein Eidotter war ziemlich stark fettig entartet und füllte den ganzen Eiraum. Das zweite Ei hatte ebenfalls 180 μ im Durchmesser und war auch von Granulosazellen frei. Seine Zona pellucida war 20 μ dick. Der fettig degenerirte Eidotter bestand aus 2 ovalen, nicht ganz gesonderten Körpern (gleich nach der Furchung abgestorbenes Ei?). In dem Raum zwischen der Zona und dem Eidotter war ein Richtungskörperchen. Das dritte Ei hatte nur 140 μ im Durchmesser und war durchgängig fettig degenerirt, so dass es kaum als Ei erkennbar war.

Versuch XLVI.

Operation 23. December um 10 Uhr Vormittags bei demselben Thiere. Die Eier wurden von einem jungen Weibchen, dessen einer Eierstock $1 \cdot 4 \times 0 \cdot 6^{cm}$ und der andere $1 \cdot 6 \times 0 \cdot 7^{cm}$ gross war, entnommen; doch enthielten beide Eierstöcke nur kleine Follikel. Die Methode der Einführung der Eier und des Samens war dieselbe wie im vorhergehenden Versuche. Nach der Einführung wurde die Tube einmal an ihrem Abdominalende umbunden, das Uterushorn aber frei gelassen.

Section 24. December um 9 Uhr 15 Min. Vormittags. Das Abdominalende der Tube war mit den Wundrändern stark verwachsen; bei der Praeparation wurde es zerschnitten. Im übrig gebliebenen Theil der Tube wurden 2 Eier gefunden: das eine in der Pars interstitialis-Tube, das zweite in der Mitte der Tube. Das erste Ei hatte 105 μ im Durchmesser, das zweite 110 μ. Die Zona pellucida beider Eier war 20 μ dick und hatte auf der Peripherie ziemlich viele Granulosazellen. Der Eidotter füllte in beiden Eiern den ganzen Eiraum und enthielt ein deutliches Keimbläschen. In beiden Eiern keine Richtungskörperchen. Die Spermatozoa nur auf der Peripherie der Zona pellucida.

Versuch IL.

Operation 7. Januar 1896 um 10 Uhr 30 Min. Vormittags. Die Eier wurden aus dem ausgeschnittenen Eierstock, welcher $1 \cdot 8 \times 0 \cdot 6^{cm}$ gross war und 5 bis 6 ziemlich grosse Follikel hatte, entnommen. Die Einführung der Eier und des Samens war wie im vorhergehenden Versuche. Schliesslich wurden die Tube und das Uterushorn umbunden.

Section 9. Januar um 9 Uhr 40 Min. Vormittags. Die Bauchhöhle ist normal. Das Uterushorn enthielt viel, die Tube wenig Flüssigkeit. Bei der mikroskopischen Untersuchung wurden 2 Eier im Uterushorn und 1 Ei in der Pars interstitialis der Tube gefunden. Beide im Uterus gefundene Eier waren von Granulosazellen ganz frei und hatten keine Eiweissablagerung. Das eine hatte 175 μ im Durchmesser. Seine Zona pellucida enthielt sowohl auf der Peripherie wie auch im Innern 12 bis 15 Spermatozoa. Der Eidotter ist in 2 ungleich grosse Kügelchen (s. Fig. 5) getheilt: das eine ist 90 μ × 85 μ gross, das andere nur 40 μ × 35 μ. Ausserdem kann man im Eiraum ein 12 μ grosses Richtungskörperchen sehen. Das zweite Ei war 165 μ gross und hatte auch keine Eiweissablagerung. Die Spermatozoa fanden

sich nur um das Ei und nicht im Innern. Der contrahirte Eidotter hatte eine ovale Form und war 105 $\mu \times 75$ μ gross. Das Keimbläschen konnte man nicht sehen. Im Raum zwischen dem Eidotter und der 16 μ dicken Zona pellucida fand sich ein 22 μ grosses Polkörperchen. Das in der Tube gefundene Ei war 160 μ gross. Die Eiweissablagerung fehlte hier auch; die Corona radiata blieb zum Theil. Der contrahirte Eidotter war 95 $\mu \times$ 90 μ gross und enthielt einen undeutlichen Kern. Keine Polkörperchen. Spermatozoa war neben der Zona pellucida.

Versuch LIV.

Operation 14. Januar um 10 Uhr 30 Min. Vormittags. Die Eier wurden von einem jungen Weibchen, dessen 0·75 ^{cm} lange Eierstöcke nur kleine Follikel enthielten, entnommen. Die Einführung der Eier und des Samens in die Tube wie im vorhergehenden Versuche. Nach der Einführung wurde die Tube an ihrem Abdominalende umbunden, das Uterushorn aber ohne Ligatur gelassen.

Section 15. Januar um 10 Uhr Vormittags. Die Tube enthielt nur sehr wenig Flüssigkeit. Bei der Untersuchung ihres Inhalts wurden in der Mitte der Tube 3 Eier gefunden. Alle Eier enthielten im Innern der Zona pellucida keine Spermatozoa, welche nur neben derselben sich fanden. Corona radiata ist verschwunden. Der Eidotter war in jedem Ei contrahirt, das Keimbläschen war nicht erkennbar. Das erste Ei hatte 145 μ im Durchmesser; sein runder Eidotter war 95 μ gross; ein 15 μ grosses Polkörperchen. Das zweite Ei war 160 μ gross; der ovale Eidotter maass 103 μ und 72 μ in seinen Durchmessern; im peripherischen Raum fand sich ein 20 μ grosses Richtungskörperchen. Das dritte Ei war auch 160 μ gross, der runde Eidotter hatte 100 μ im Durchmesser; das Ei enthielt auch ein 20 μ grosses Polkörperchen.

Versuch LV.

Operation 17. Januar um 10 Uhr 30 Min. Vormittags bei einem schwangeren Thiere (10 bis 12 tägige Schwangerschaft). Die Eier wurden theils aus dem ausgeschnittenen Eierstock des operirten Thieres, welcher 5 bis 6 ziemlich grosse Follikel enthielt, theils von einem anderen Weibchen, dessen Eierstöcke, obgleich nicht gross (0·9 × 0·5 ^{cm}), doch 10 bis 12 ziemlich grosse Follikel hatten, entnommen. Die Technik der Einführung der Eier und des Samens war wie im Versuche XLIII. Nach der Einführung wurde nur die Tube an ihrem Abdominalende umbunden, das Uterusende aber frei gelassen.

Bei demselben Thiere wurde am 18. Januar noch eine zweite Operation gemacht, nach welcher das Thier an demselben Tage abortirte.

Section 19. Januar um 9 Uhr 30 Min. Vormittags. Die Tube ist stark hyperaemirt. Keine Verwachsungen mit Wundrändern. Im Innern der Tube ist nur sehr wenig Flüssigkeit. Bei der mikroskopischen Untersuchung des Tubeninhaltes wurden in der Abdominalhälfte der Tube 5 Eier, in der Mitte 1 und theils in der Pars interstitialis tubae, theils schon im Uterus selbst 10 Eier, also zusammen 16 Eier gefunden. Alle diese Eier hatten keine Keimbläschen. Bei den ersten 6 fehlte die Eiweissablagerung,

die letzten 10 aber hatten eine solche, doch war sie nicht besonders dick: ihre Dicke übertraf nicht 25 μ, d. h. sie war nur etwas dicker als die Zona pellucida. Ei Nr. 1 (vom Abdominalende der Tube aus gerechnet) hatte eine etwas ovale Form und war 167 μ × 150 μ gross; sein Eidotter war 96 μ × 90 μ gross; keine Polkörperchen; Zona pellucida war 23 μ dick; auf ihrer Peripherie konnte man 2 Spermatozoa sehen, im Innern der Zonae aber fehlten sie; von Granulosazellen war dieses Ei ganz frei. Ei Nr. 2 hatte 165 μ im Durchmesser; der contrahirte Eidotter war 102 μ gross; im Raum zwischen der Zona und dem Eidotter fand sich ein 18 μ grosses Richtungskörperchen; Spermatozoa waren nur auf der Peripherie Zonae pellucidae und nicht im Innern; von der Corona radiata war auch dieses Ei frei. Ei Nr. 3 hatte 175 μ im Durchmesser; der Eidotter war 100 μ gross; keine Polkörperchen; Spermatozoa nur neben dem Ei; auf der Peripherie Zonae pellucidae einzelne epitheliale Zellen. Ei Nr. 4 war 165 μ gross; seine 15 μ dicke Zona enthielt sowohl auf der Peripherie als auch im Innern viele Spermatozoa; der Eidotter war in 2 ovale, ungleich grosse Kügelchen getheilt: eines war 90 μ × 84 μ, das andere nur 38 μ × 25 μ gross; im Eiraum konnte man 1 Richtungskörperchen sehen; die Granulosazellen um das Ei fehlten. Ei Nr. 5 (s. Fig. 8) hatte auf seiner Peripherie ziemlich viele Zellen Coronae radiatae; die 23 μ dicke Zona pellucida hatte im Innern 20 bis 25 Samenfäden, von welchen 3 auch im Eiraum waren; die Hauptdimensionen des Eies waren 170 μ und 162 μ; der Eidotter war in zahlreiche (ungefähr 20) ungleich grosse Kügelchen getheilt: das grösste von denselben hatte 90 μ im Durchmesser, die kleinsten nur 15 μ; dieselbe Grösse hatte auch das abgesondert liegende Polkörperchen. Ei Nr. 6 hatte 160 μ im Durchmesser; der ovale Eidotter war 95 μ × 85 μ gross; im Eiraum ein Polkörperchen; Spermatozoa nur auf der Peripherie Zonae pellucidae, welche von den Zellen Coronae radiatae ganz frei war. Ei Nr. 7 (s. Fig. 4) hatte 175 μ im Durchmesser; die 20 μ dicke Zona pellucida enthielt sowohl auf der Peripherie als auch im Innern viele Spermatozoa; der Eidotter war in 12 Kügelchen getheilt, von welchen 2 grösste im Durchmesser je 50 μ hatten, die übrigen aber von 30 μ bis 20 μ; ein einziges Richtungskörperchen war 12 μ gross. Ei Nr. 8 hatte 165 μ im Durchmesser und eine 23 μ dicke Zona pellucida mit einigen Spermatozoa im Innern; sein Eidotter war in 2 fast gleich grosse (85 × 70 μ und 75 × 70 μ) Kügelchen getheilt; auf der Oberfläche kleineres, von diesen fand sich das dritte, nur 35 μ grosse Kügelchen; ausserdem lag im Eiraum ein 12 μ grosses Richtungskörperchen (s. Fig. 2). Ei Nr. 9 war nur 145 μ gross; seine Zona pellucida war 20 μ dick; der runde Eidotter hatte 90 μ im Durchmesser; die Polkörperchen fehlten; Spermatozoa wurden nur um das Ei gefunden. Ei Nr. 10 war 160 μ gross; Spermatozoa waren nicht nur in der Zona pellucida, sondern 2 von ihnen auch im Eiraum; der Eidotter war wie im Ei Nr. 7 segmentirt, nämlich in 10 Kügelchen getheilt, von welchen 2 grösste im Durchmesser je 65 μ, die kleineren aber nur von 20 μ bis 15 μ hatten; ein einziges Polkörperchen war 14 μ gross. Das 160 μ grosse Ei Nr. 11 war nach dem Typus des Eies Nr. 4 gefurcht; sein Eidotter war nämlich in 2 ungleich grosse Kügelchen getheilt, von welchen das eine 95 μ × 80 μ, das andere nur 32 μ × 20 μ gross war; das Ei enthielt ein Richtungskörperchen. Ei Nr. 12 hatte auch 160 μ im Durchmesser und war

ähnlich wie Ei Nr. 10 segmentirt: es enthielt nämlich 2 grössere Kügelchen, welche im Durchmesser je 50 μ hatten, und ungefähr 20 kleinere, deren Durchmesser nur 15 μ bis 20 μ gross war; ein einziges Polkörperchen hatte auch 15 μ im Durchmesser und konnte dadurch erkannt werden, dass es allein für sich lag. Ei Nr. 13 hatte 150 μ im Durchmesser; seine von Spermatozoa freie Zona pellucida war 20 μ dick; der contrahirte runde Eidotter hatte 90 μ im Durchmesser; die Polkörperchen fehlten. Ei Nr. 14 hatte eine ovale Form; seine Hauptdimensionen waren 170 μ und 150 μ; der Eidotter war in viele (man konnte bis 30 zählen) Kügelchen getheilt, von welchen das grösste 65 μ im Durchmesser hatte, 3 folgende je 35 μ, der Durchmesser der übrigen aber von 15 μ bis 20 μ war; ein 15 μ grosses Richtungskörperchen nur dadurch von Furchungskügelchen unterschieden werden konnte, dass es ganz abgesondert in der Nähe der Zona pellucida lag. Ei Nr. 15 hatte eine stark ovale Figur und war 170 μ × 140 μ gross, der deutlich fettig degenerirte Eidotter füllte den ganzen Eiraum; Spermatozoa fanden sich nur neben dem Ei. Ei Nr. 16 hatte 145 μ im Durchmesser; der runde Eidotter war 95 μ gross; keine Polkörperchen und keine Spermatozoa sowohl im Eiraum als auch im Innern der Zona pellucida.

Versuch LX.

Operation 24. Januar um 10 Uhr 20 Min. Vormittags bei einem reifen Weibchen. Die Eier wurden aus dem ausgeschnittenen Eierstock des operirten Thieres, welcher 1·4 × 0·55 ^{cm} gross war und 6 ziemlich grosse Follikel enthielt, entnommen. Mit denselben wurden in die Tube der Samen und das Prostatasecret eingeführt. Nach der Einführung wurde die Tube an ihrem Abdominalende umbunden, das Uterushorn aber frei gelassen.

Section 26. Januar um 9 Uhr Vormittags. Die Tube enthielt in ihrer Abdominalhälfte etwas durchsichtige Flüssigkeit und ziemlich viele weisse Gerinnsel, in welche das eingeführte Gemisch sich verwandelte. Die Eier fanden sich hauptsächlich in diesen Gerinnseln und daher gelang es bei der mikroskopischen Untersuchung nur 2 derselben zu bekommen. Das erste Ei lag ganz frei in der Pars interstitialis tubae; es war 170 μ gross; Corona radiata und Eiweissablagerung um dasselbe fehlten; die 20 μ dicke Zona pellucida enthielt viele Spermatozoa; der Eidotter war in 13 Kügelchen getheilt, von welchen 2 symmetrisch liegende grösste im Durchmesser je 60 μ hatten, die Grösse der anderen aber zwischen 25 μ und 20 μ betrug; ausserdem enthielt dieses Ei ein 12 μ grosses Richtungskörperchen. Das zweite Ei lag in der Abdominalhälfte der Tube im Innern eines ziemlich lockeren Gerinnsels, aus welchem man es leicht unbeschädigt entnehmen konnte. Dieses Ei war 165 μ gross und enthielt auch viele Spermatozoa in seiner Zona pellucida; sein Eidotter war in 8 Kügelchen segmentirt, von welchen das grösste 75 μ maass, das zweite der Grösse nach 55 μ, das dritte 50 μ, das vierte 45, 3 folgende je 30 bis 32 μ, das letzte endlich nur 20 μ; ein 15 μ grosses Richtungskörperchen lag ganz abgesondert von den Furchungskügelchen. Ausser diesen 2 Eiern wurden noch 3 aus den Gerinnseln vermittelst Nadeln herauspraeparirt, aber bei dieser Operation wurden sie zu stark beschädigt.

Versuch LXI.

Operation 25. Januar um 10 Uhr 20 Min. Vormittags bei demselben Thiere. Die Eier wurden aus den grössten Follikeln des ausgeschnittenen Eierstockes entnommen. Die Technik der Operation war dieselbe, wie im vorgehenden Versuche.

Section 26. Januar um 9 Uhr Vormittags. Die Tube war frei und enthielt kein Transsudat. Bei der Untersuchung ihres Inhalts wurden 2 Eier gefunden: das eine in der Pars interstitialis Tubae neben dem Uterushorn, das andere in der Mitte des Eileiters. Beide Eier hatten keine Keimbäschen und waren von den Zellen Coronae radiatae ganz frei. Das erste war 160 μ gross; der contrahirte Eidotter hatte 100 μ im Durchmesser; Spermatozoa nur neben dem Ei; im Eiraum keine Polkörperchen. Das zweite Ei hatte 162 μ im Durchmesser; der contrahirte Eidotter war 105 μ gross; in der Zona pellucida 8 bis 10 Spermatozoa; auch im Eiraum fanden sich 2 Samenfäden; in der schmalen Höhle zwischen der Zona pellucida und dem Eidotter waren zwei Kügelchen: das eine hatte 30 μ im Durchmesser und enthielt einen deutlichen Kern (Furchungskügelchen?), das zweite war kernlos und nur 15 μ gross (Polkörperchen?).

Versuch LXV.

Operation 1. Februar um 10 Uhr 20 Min. Vormittags bei einem alten Weibchen, welches schon geworfen hatte. Die Eier wurden von einem jungen Weibchen, dessen Eierstöcke $1 \cdot 1 \times 0 \cdot 4^{\text{cm}}$ und $0 \cdot 9 \times 0 \cdot 35^{\text{cm}}$ gross waren, und aus dem $1 \cdot 3 \times 0 \cdot 5^{\text{cm}}$ grossen ausgeschnittenen Eierstöcke des operirten Thieres entnommen. Nach der Einführung der Eier und des Samens wurde das Abdominalende der Tube umbunden, das Uterushorn aber freigelassen.

Section 2. Februar um 9 Uhr Vormittags. Die Tube war frei und enthielt nur sehr wenig Flüssigkeit. Bei der Untersuchung ihres Inhalts wurden 2 Eier in der Uterinhälfte und 3 in der Abdominalhälfte der Tube gefunden. Alle Eier hatten keine Keimbläschen. Von den ersten 2 war das eine, welches 2^{cm} vom Uterushorn lag, 165 μ gross; die von den Granulosazellen und der Eiweissablagerung freie Zona pellucida war 15 μ dick, und enthielt im Innern 8 bis 10 Spermatozoa; der Eidotter war in zwei ovale Kügelchen, von welchen jedes 95 $\mu \times 70$ μ gross war, getheilt; ausserdem fand sich im Eiraum ein Polkörperchen (siehe Fig. 1). Das zweite Ei war 150 μ gross; der etwas contrahirte Eidotter hatte 105 μ im Durchmesser; die Zona enthielt keine Spermatozoa, welche nur um das Ei lagen; die Polkörperchen fehlten. Die übrigen 3 Eier enthielten auch keine Spermatozoa im Innern; ihre Zona pellucida hatte auf der Peripherie nur wenige Zellen Coronae radiatae. Das erste Ei war 165 μ gross; im Eiraum fanden sich der 100 μ grosse Eidotter und ein 12 μ grosses Polkörperchen. Das zweite, 148 μ Ei hatte kein Polkörperchen; sein Eidotter maass 95 μ. Das dritte, 160 μ grotse Ei hatte einen ovalen Eidotter, dessen Hauptdimensionen 100 μ und 80 μ waren, und ein 15 μ grosses Richtungskörperchen.

Versuch LXVIII.

Operation 6. Februar um 10 Uhr 20 Min. Vormittags, bei einem jungen Weibchen, welches noch nie geworfen hatte. Die Eier wurden aus dem

ausgeschnittenen Eierstock des operirten Thieres, welcher 1·1 ^{cm} lang war und nur 3 ziemlich grosse Follikel enthielt, entnommen. Die Technik der Einführung der Eier und des Samens war wie gewöhlich. Nach der Einführung wurden sowohl die Tube als auch das Uterushorn umbunden.

Section 8. Februar um 9 Uhr Vormittags. Das Uterushorn war bis zur Grösse eines kleinen Fingers verdickt und mit Flüssigkeit gefüllt. Die Tube enthielt auch ziemlich viel durchsichtige Flüssigkeit in ihrer Abdominalhälfte; verschiedene ihrer Theile waren mit einander und mit den Wundrändern verwachsen. Bei der Praeparation wurde die Tubenwand zerrissen, und die Flüssigkeit floss zum grössten Theil aus. Daher gelang es, bei der mikroskopischen Untersuchung nur ein Ei, welches in der Pars interstitialis tubae lag, zu finden. Dieses Ei war 165 μ gross; seine von den Granulosazellen und Eiweissauflagerung freie Zona pellucida hatte im Innern viele Samenfäden; im Eiraum lagen ein 12 μ grosses Polkölperchen und 10 Furchungskügelchen, von welchen die zwei grössten je 70 μ im Durchmesser hatten, die übrigen aber nur je 20 bis 25 μ.

Versuch LXIX.

Operation 7. Februar um 10 Uhr Vormittags bei demselben Thiere, wie im Versuch LXVIII. Die Eier wurden aus den 1·0—1·1 ^{cm} langen Eierstöcken eines jungen Weibchens entnommen. Nach der Einführung der Eier und des Samens wurde nur die Tube an ihrem Abdominalende umbunden, das Uterushorn aber frei gelassen.

Section 8. Februar um 9 Uhr Vormittags. In der Abdominalhälfte der Tube wurden 3 Eier gefundon. In allen Eiern war das Keimbläschen nicht erkennbar. Die Spermatazoa fanden sich nur um die Zona pellucida und nicht im Innern. Die ersten 2 Eier waren von den Zellen Coronae radiatae ganz frei; das dritte aber behielt noch ziemlich viele solche Zellen. Das erste Ei war 100 μ gross; der Eidotter hatte 100 μ im Durchmesser; neben demselben lag ein 10 μ grosses Polkörperchen. Das zweite Ei hatte 145 μ im Durchmesser; sein Eidotter war 90 μ gross; die Polkörperchen fehlten. Das dritte Ei war nur 125 μ gross; sein Eidotter füllte fast den ganzen Eiraum; keine Polkörperchen.

Versuch LXXI.

Operation 10. Februar um 10 Uhr Vormittags bei einem alten Weibchen. Die Eier wurden aus dem ausgeschnittenen Eierstock des operirten Thieres und aus den beiden Eierstöcken eines anderen, jungen Weibchens genommen; der erstere war 1·8 × 0·5 ^{cm} gross und enthielt 7 bis 8 ziemlich grosse Follikel, die letzteren waren nur 1 ^{cm} lang und enthielten kleine Follikel. Nach der Einführung der Eier und des Samens wurden sowohl Tube als auch Uterushorn umbunden.

Section 12. Februar um 9 Uhr Vormittags. Der umbundene Abschnitt des Uterushornes enthielt viel Flüssigkeit; dieselbe fand sich auch in der Tube, aber nur in geringer Quantität. Bei der mikroskopischen Untersuchung wurden 5 Eier im Uterus, 3 in der Uterinhälfte und 3 in der Abdominalhälfte der Tube gefunden. Bei allen Eiern fehlte die Eiweissablagerung;

auch von den Zellen Coronae radiatae waren alle Eier ganz frei; das Keimbläschen war nirgends erkennbar. Ei Nr. 1 (vom Uterus aus gerechnet) hatte 165 μ im Durchmesser; Spermatozoa fanden sich nicht nur um seine Zona pellucida, sondern auch im Innern derselben: der Eidotter war in 15 bis 16 Kügelchen getheilt, von welchen ein grösstes 70 μ im Durchmesser hatte, die übrigen aber nur je 18 bis 20 μ; ausserdem enthielt das Ei ein 12 μ grosses Polkörperchen. Ei Nr. 2 war auch 165 μ gross; der contrahirte Eidotter maass 100 μ; neben ihm lag ein Polkörperchen; Spermatozoa fanden sich nur um die Zona pellucida. Ei Nr. 3 war 135 μ gross und enthielt kein Polkörperchen; sein Eidotter füllte fast den ganzen Eiraum; Spermatozoa fanden sich auch nur neben der Zona pellucida. Das 170 μ grosses Ei Nr. 4 hatte 10 bis 12 Spermatozoa im Innern der Zona pellucida und 2 im Eiraum selbst; sein Eidotter war ebenso wie bei dem Ei Nr. 1 segmentirt, nämlich in 16 Kügelchen getheilt, von welchen das grösste 80 μ im Durchmesser hatte, die übrigen 15 bis je 18 bis 20; das einzige Richtungskörperchen hatte 15 μ im Durchmesser. Ei Nr. 5 sah ähnlich wie Eier Nr. 1 und Nr. 4 aus, sein Eidotter war nämlich in 18 bis 20 Furchungskügelchen getheilt, von welchen das eine 70 μ und die anderen je 18 bis 20 μ gross waren; der Durchmesser des ganzen Eies maass 170 μ die Zona pellucida enthielt im Innern viele Spermatozoa; ausser den Furchungskügelchen lag im Eiraum ein 20 μ grosses Richtungskörperchen. Ei Nr. 6 war 160 μ gross; der contrahirte runde Eidotter hatte fast 100 μ im Durchmesser; ausserdem lag im Eiraum ein 15 μ grosses Polkörperchen; im Innern der Zona konnte man 3 Spermatozoa bemerken. Ei Nr. 7 war 145 μ gross; der contrahirte Eidotter hatte ovale Form und war 95 μ × 60 μ gross; keine Polkörperchen; Spermatozoa nur auf der Peripherie der 20 μ dicken Zona pellucida. Ei Nr. 8 maass 165 μ im Durchmesser; sein Eidotter war in 7 Kügelchen getheilt, von welchen die zwei grössten je 65 μ, die anderen aber je 20 bis 25 μ gross waren; das einzige Polkörperchen hatte 15 μ im Durchmesser; im Innern der Zona pellucida fanden sich viele (ungefähr 20) Spermatozoa. Ei Nr. 9 war nur 135 μ gross; der Eidotter hatte 95 μ im Durchmesser; die Polkörperchen fehlten; Spermatozoa lagen nur um das Ei. Ei Nr. 10 glich in allem dem Ei Nr. 9. Ei Nr. 11 (siehe Fig. 6) war 100 μ gross; sein Eidotter war in 2 ovale Körper getheilt, von welchen der grössere 100 × 80 μ und der kleinere nur 30 × 18 μ maass; auf dem letzteren lag ein 10 μ grosses Polkörperchen; um das Ei konnte man eine grosse Menge Spermatozoa sehen, aber im Innern der 18 μ dicken Zona pellucida fanden sich nur 4 Samenfäden.

Versuch LXXII.

Operation 11. Februar um 10 Uhr 30 Min. Vormittags bei demselben Thiere, wie im vorgehenden Versuche. Die Eier wurden theils aus dem ausgeschnittenen Eierstock des operirten Thieres, welcher 1·7 × 0·5 ^{cm} gross war, theils aus den Eierstöcken eines jungen Weibchens entnommen. Nach der Einführung derselben und des Samens wurde nur die Tube an ihrem Abdominalende umbunden, das Uterushorn aber ohne Ligatur gelassen.

Section 12. Februar um 9 Uhr Vormittags. Die Tube enthielt fast kein Transsudat. Bei der Untersuchung ihres Inhalts wurden in der Pars interstitialis derselben 2 und in der Mitte 3 Eier gefunden. Die ersten

2 Eier waren von der Corona radiata ganz frei; die letzten hatten auf ihrer Pheripherie einige epitheliale Zellen; die Eiweissauflagerungen fehlte bei allen Eiern; das Keimbläschen war in Eiern Nr. 1, 2 und 5 nicht erkennbar, Eier Nr. 3 und 4 aber hatten je ein deutliches Keimbläschen. Das erste Ei (vom Uterus aus gerechnet) 150 μ im Durchmesser; die 18 μ dicke Zona pellucida hatte im Innern keine Spermatozoa, obgleich sie um das Ei in grosser Zahl lagen; der Eidotter war 95 μ gross; im Eiraum zwischen demselben und der Zona pellucida fand sich ein Polkörperchen. Das zweite Ei war 160 μ gross; sein Eidotter war in 2 ungleiche Kügelchen getheilt: das eine hatte 90 μ im Durchmesser, das zweite nur 35 μ; neben dem letzten lag ein 15 μ grosses Richtungskörperchen; im Innern der Zona pellucida ziemlich viele Samenfäden. Das dritte Ei war nur 115 μ gross; sein Eidotter war nicht contrahirt; Spermatozoa im Innern der Zona pellucida fehlten. Das vierte Ei war auch sehr klein, sein Durchmesser maass nur 110 μ; der Eidotter füllte auch den ganzen Eiraum; Spermatozoa lagen nur neben dem Ei. Das fünfte Ei hatte 100 μ im Durchmesser; sein ovaler Dotter war 110 $\mu \times 75$ μ gross; die Zona pellucida war von den Samenfäden frei; im Eiraum fand sich ein 15 μ grosses Richtungskörperchen.

Versuch LXXIII.

Operation 19. März, um 10 Uhr 15 Min. Vormittags, bei einem Weibchen, welches am Tage zuvor um 3 Uhr Nachmittags geworfen hatte (2 Junge). Der Eierstock ist $1 \cdot 2 \times 0 \cdot 5^{\text{cm}}$ gross; stark hyperämirt, enthält 5 grosse, aus der Oberfläche des Organs hervorragende Follikel. Alle diese Follikel wurden mit der spitzen Röhre angestochen, und ihr Inhalt in die Tube durch einen Einschnitt am Abdominalende ($1^1/_2$ ^{cm} von den Fimbrien) eingeblasen. Darauf wurde auch der Samen in die Tube durch denselben Einschnitt eingeführt, und die Tube neben dem Einschnitt umbunden. Auf das Uterushorn wurde auch eine Ligatur gelegt.

Section 21. März um 3 Uhr Nachmittags. Der Eierstock enthält keine den Corpora lutea ähnlichen Bildungen. In der Abdominalhälfte der Tube findet sich etwas durchsichtige Flüssigkeit. Das Uterushorn ist trotz der Ligatur nicht geschlossen. In der Abdominalhälfte der Tube wurden 2 Eier gefunden. Eines hatte ovale Form und war 250 $\mu \times 210$ μ gross, das andere war rund und hatte circa 220 μ im Durchmesser. Bei beiden Eiern füllte der stark fettig entartete Dotter den ganzen Eiraum. Die Keimbläschen waren nicht erkennbar. Die Zona pellucida war relativ wenig verändert, enthielt im Innern keine Spermatozoa; dagegen lagen dieselben um die Zona in grosser Zahl. Corona radiata und Eiweissauflagerung um die Eier fehlten.

Versuch LXXV.

Operation 22. März um 10 Uhr 15 Min. Vormittags, bei einem Weibchen, welches am Tage zuvor um 10 bis 11 Uhr Vormittags geworfen hatte (2 Junge). Der Eierstock ist $1 \cdot 6 \times 0 \cdot 6^{\text{cm}}$ gross, stark hyperämirt, hat 7 grosse Follikel. Dieselben wurden nach der Ausscheidung des Eierstockes mit der spitzen Röhre angestochen, und ihr Inhalt in der Sammelröhre mit dem Samen gemischt. Dann wurde das ganze Gemisch in die Tube durch

die Abdominalöffnung eingeblasen. Schliesslich wurden sowohl Tube als auch Uterushorn umbunden.

Section 25. März um 8 Uhr 25 Min. Vormittags. Die Tube und der umbundene Theil des Uterushornes enthalten ziemlich viel Flüssigkeit. Bei der Untersuchung des Tubeninhalts wurden in der Abdominalhälfte der Tube 3 Eier gefunden. Alle diese Eier waren von den Zellen der Corona radiata ganz frei. Die Eiweissauflagerung fehlte auch bei allen. Das Keimbläschen war bei keinem erkennbar. Eines der Eier hatte 180 μ im Durchmesser; sein contrahirter Eidotter war 105 $\mu \times 90\ \mu$ gross; die Zona pellucida war 16 μ dick, ohne Spermatozoa; im Eiraum fand sich ein 12 μ grosses Polkörperchen. Das zweite Ei war 165 μ gross; seine Zona pellucida war 13 μ dick, hatte im Innern keine Spermatozoa; der contrahirte Dotter hatte in seinen Hauptdimensionen 95 μ und 85 μ; ein Polkörperchen hatte 13 μ im Durchmesser. Das dritte Ei war auch 165 μ gross; der contrahirte Eidotter hatte 90 μ im Durchmesser; auf seiner Oberfläche fand sich eine 28 μ grosse kugelförmige Wucherung; die Zona pellucida war 15 μ dick, enthielt viele Samenfäden auf ihrer Peripherie und 2 bis 3 auch im Innern; im Eiraum waren zwei 10 μ grosse Polkörperchen.

Versuche LXXVII und LXXVIII.

Operation 26. März um 11 Uhr Vormittags, bei einem reifen Weibchen, welches $1^3/_4$ Stunde zuvor von einem Bock dreimal belegt wurde. Der Eidotter und die Tube sind stark hyperämirt. Der erste ist $1 \cdot 5 \times 0 \cdot 5^{\text{cm}}$ gross und hat drei grosse Follikel, welche nach der Ausscheidung des Eierstockes mit der spitzen Röhre angestochen wurden, und deren Inhalt ohne Samen in die Tube eingeblasen wurde. Schliesslich wurde das Abdominalende der Tube umbunden.

Bei demselbeh Weibchen wurde gleich nach der ersten Operation eine zweite auf der andern Seite gemacht. Der Eierstock ist ebenso gross wie der bei der ersten Operation gefundene und ebenso hyperämisch, enthält 5 grosse Follikel. Nachdem er ausgeschnitten war, wurden die Follikel mit der spitzen Röhre angestochen, und ihr Inhalt ohne Samen in die Tube eingeführt. Die Tube wurde ohne Unterbindung gelassen.

Section 2. April um 10 Uhr Vormittags. Beide Tuben sind dünn, nicht hyperämisch. Der Uterus ist nicht schwanger, völlig zurückentwickelt. Die Untersuchung des Tubeninhaltes gab ein negatives Resultat. Bei der sorgfältigen Untersuchung der Uterusschleimhaut wurden in ihren Falten 2 circa 170 μ grosse Körperchen gefunden, welche stark entarteten Eiern sehr glichen.

Versuch LXXXI.

Operation 27. März um 11 Uhr Vormittags, bei einem Weibchen, welches am 25. März um 4 Uhr Nachmittags geworfen hatte (5 Junge). Der Eierstock ist $1 \cdot 5 \times 6 \cdot 5^{\text{cm}}$ gross, stark hyperämisch, enthält 4 grosse Follikel. Nach der Ausschneidung des Eierstockes wurden die Follikel mit der spitzen Röhre angestochen, und ihr Inhalt in die Tube eingeblasen. Darauf wurde in dieselbe auch der Samen eingeführt. Sowohl Tube als auch Uterushorn wurden ohne Unterbindung gelassen.

Section 29. März um 3 Uhr Nachmittags. Die Tube ist stark hyperämisch. Bei der Untersuchung ihres Inhalts wurde ein Ei in ihrer Uterinhälfte (5 cm vom Uterushorn) gefunden. Dasselbe (siehe Fig. 3) war 185 μ gross, hatte 20·5 μ dicke Zona pellucida und 65 μ grosse Eiweissauflagerung. Der Dotter war in vier Kügelchen getheilt, von welchen 3 gut erhalten, das vierte aber in viele 7 bis 8 μ grosse Kügelchen zerfallen war. Von den ersten 3 Kügelchen waren zwei je 80 μ × 75 μ gross, das dritte aber hatte nur 50 μ und 60 μ in seinen Hauptdimensionen. Ein einziges Polkörperchen hatte 15 μ im Durchmesser. Spermatozoa fanden sich hauptsächlich in der Eiweissauflagerung; im Innern der Zona pellucida konnte man nur 3 und im Eiraum selbst gar keine Samenfäden bemerken.

Versuch LXXXIII.

Operation 1. April um 10 Uhr 45 Min. Vormittags, bei einem reifen Weibchen, welches zweifellos in Brunst war. Der Eierstock ist 1·6 × 0·5 cm gross, hyperämisch; die Tube ist auch stark hyperämirt, befindet sich in einer deutlichen peristaltischen Bewegung. Der grösste Follikel ist schon geplatzt; die übrigen sind ziemlich klein; nichtsdestoweniger wurden 3 von ihnen mit der spitzen Röhre angestochen, und ihr Inhalt in die Tube eingeblasen. Dann wurde der Samen in dieselbe eingeführt. Sowohl Tube als auch Uterushorn wurden ohne Unterbindung gelassen.

Section 3. April um 3 Uhr Nachmittags. Bei der mikroskopischen Untersuchung wurde ein Ei in der Spitze des Uterushornes gefunden. Dasselbe war 170 μ gross[1]), hatte 20 μ dicke Zona pellucida und 95 μ dicke Eiweissauflagerung. Der Dotter war in 16 Kügelchen getheilt, von welchen jedes 30 μ gross war. Im Innern der Zona pellucida fanden sich 8 bis 10 Spermatozoa; im Eiraum selbst waren sie nicht erkennbar. Ausser den Furchungskügelchen waren im Eiraum 2 Polkörperchen, von welchen jedes circa 15 μ × 10 μ gross war.

Versuch LXXXVII.

Operation 15. April um 4 Uhr 30 Min. Nachmittags, bei einem alten Weibchen, welches am Tage zuvor um 2 bis 4 Uhr Nachmittags geworfen hatte (8 Junge). $7^1/_2$ Stunden vor der Operation wurde bei diesem Thiere ein Tampon in die Vagina eingeführt. In diesem Zustande wurde ein Weibchen von einem Bock dreimal belegt. Gleich nachher wurde die Vagina mit einer schwachen Sublimatlösung sorgfältig ausgespüllt, das Tampon aber liegen gelassen. Bei der Operation wurde die Tube in einer lebhaften peristaltischen Bewegung gefunden. Der Eierstock war 2·0 × 0·9 cm gross, stark hyperämisch, mit 5 grossen Follikeln. Die Follikel wurden mit einem lanzenförmigen Messer vorsichtig angestochen, und ihr Inhalt auf die Fimbrien aufgestrichen. Dann wurde auf die Fimbrien und in die Tube selbst Samen eingeführt. Sowohl Tube als auch Uterushorn wurden ohne Ligatur gelassen.

---

[1] Unter dem Durchmesser der Eier ist hier überall der des Eiraums + dem der Zona pellucida zu verstehen.

Section 18 April um 9 Uhr Vormittags. Der Eierstock hat keine den Corpora lutea ähnlichen Bildungen. Bei der mikroskopischen Untersuchung wurden 2 Eier im Uterushorn und 1 in der Mitte der Tube gefunden. Alle diese Eier waren ganz leer und bestanden nur aus der Zona pellucida und der Eiweissauflagerung; nur bei dem Ei, welches in der Tube gefunden wurde, blieb ein Rest des Dotters, welcher 3 den Pseudopodien ähnliche Auswüchse gebildet hatte. Das Innere des ersten in dem Uterushorn gefundenen Eies maass 146 μ im Durchmesser; seine Zona pellucida war 22 μ und die Eiweissauflagerung 30 μ dick; sowohl die erstere als auch die letztere enthielten im Innern viele Samenfäden und sahen unverletzt aus. Das zweite im Uterus gefundene Ei maass im Innern 130 μ; die Zona pellucida war 20 μ und die Eiweissauflagerung 30 μ dick; wie das erste sah auch dieses Ei ganz unbeschädigt aus. Diese beiden Eier hatten eine regelmässige runde Form, dagegen hatte das dritte Ei, welches in der Tube gefunden wurde, auf seiner Peripherie drei pseudopodienartige Auswüchse, die ihm eine sternartige Form gaben; sein Inneres hatte 150 μ im Durchmesser; die peripherischen Auswüchse waren 40 bis 60 μ lang; die Zona pellucida war 18 μ dick, die Dicke der Eiweissauflagerung aber übertraf nicht 15 μ.

Nach der Darlegung der von mir erhaltenen Resultate erlaube ich mir, zu einer Uebersicht und Vergleichung derselben mit den von anderen Forschern gefundenen Ergebnissen überzugehen.

Der erste allgemeine Schluss, welcher auf Grund meiner Versuche sich ziehen lässt, ist der, dass die Kanincheneier — und zwar sowohl aus solchen Follikeln, die dem Platzen nahe sind, als auch aus solchen, die ersichtlich weit vom Platzen entfernt sind — einer völlig künstlichen Befruchtung unter den bei meinen Experimenten obwaltenden Bedingungen fähig sind. Aber bei Weitem nicht alle Eier besitzen eine solche Fähigkeit: von 86 bei meinen Versuchen gefundenen Eiern zeigten nur 26 Zeichen der Befruchtung; die übrigen blieben unbefruchtet, obgleich eine grosse Zahl von ihnen unter denselben Bedingungen wie die ersteren standen. Was war der Grund hiervon?

Aus den oben angeführten Protokollen ist es leicht ersichtlich, dass es mir nur in solchen Fällen gelang, befruchtete Eier zu bekommen, wo die Eier aus ziemlich grossen Follikeln entnommen waren. Obgleich in den meisten dieser Fälle auch die aus kleinen Follikeln entnommenen Eier in die Tuben eingeführt wurden, kann man doch kaum zweifeln, dass hauptsächlich die aus den grösseren Follikeln erhaltenen Eier befruchtet wurden. Also läuft die Befruchtungsfähigkeit der Eier im Allgemeinen parallel der Grösse der sie enthaltenden Follikeln. Auch existirt eine gewisse Correlation zwischen der Grösse der Eier selbst und ihrer Befruchtungsfähigkeit; ich habe nämlich bei meinen Versuchen niemals beobachtet, dass ein kleineres als 160 μ im Durchmesser grosses Ei Zeichen der Befruchtung zeigte. Aber diese Correlation ist durchaus nicht absolut: sehr viele Eier, welche

grösser als 160 μ waren und unter für die Befruchtung scheinbar günstigen Bedingungen sich befanden, blieben doch bei meinen Versuchen unbefruchtet. Dagegen konnte ich keine Uebereinstimmung zwischen der Dicke der Zona pellucida und der Fähigkeit der Eier, befruchtet zu werden, bemerken; dasselbe muss ich zum Theil auch von der Ab- oder Anwesenheit der das Ei umgebenden Zellen Coronae radiatae feststellen. Wie bekannt, haben verschiedene Forscher verschiedene Ansichten über letzteren Punkt. Gerlach[1] sieht z. B. in dem Fehlen der Granulosazellen bei den Eiern ein wichtiges Zeichen ihrer Reife. Schenk[2] hält nur die Eier für ganz reif, welche fähig sind, nach 2 bis 5stündigem Aufenthalt auf einer von Flimmerepithel bedeckten Schleimhaut alle Granulosazellen zu verlieren. Hensen[3] dagegen sah in einigen Fällen zweifellos befruchtete Eier, welche doch die Zellen Coronae radiatae zum Theil bewahrten.

Nach Sobotta[4] tritt oft ein ganz reifes Ei in die Tube von Hunderten von Zellen umgeben und selbst nach der Befruchtung bleiben diese Zellen in der Zahl von mehr als 100 erhalten. Auch Kölliker[5] fand Reste des Discus proligerus bei solchen Kanincheneiern, welche schon in einem Furchungsstadium waren. Meine eigenen Beobachtungen entsprechen ganz den Ergebnissen der letzteren Forscher: ich fand nämlich oft, dass die von Granulosazellen ganz freien Eier doch unbefruchtet blieben, die schon segmentirten Eier dagegen von ziemlich vielen solchen Zellen umgeben waren (z. B. Ei Nr. 5 im Versuch Nr. LV). Schliesslich muss ich sagen, dass solche Erscheinungen, wie Verschwinden der Keimbläschen und Bildung der Polkörperchen für die Bestimmung der Befruchtungsfähigkeit der Eier auch nur relative Bedeutung haben. Bei Weitem waren nicht alle Eier ohne Keimbläschen und mit Polkörperchen bei meinen Versuchen befruchtet gefunden, obgleich sie von vielen lebendigen Samenfäden umgeben waren.

Alle diese Thatsachen lassen mich annehmen, dass die Befruchtungsfähigkeit der Eier aus ihrem Aeusseren nicht erkennbar ist. Ich fand mehrere Male, dass 2 Eier einander völlig glichen und sich unter denselben Bedingungen befanden, und doch erwies sich eines von ihnen als befruchtet, während das andere unbefruchtet geblieben war. Es scheint also, dass die

---

[1] Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Voulationsvorganges der Säugethiere. *Sitzung der phys.-medic. Societät zu Erlangen.* 1890. Hft. 2.

[2] A. a. O.

[3] Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. *Zeitschrift für Anatomie u. Entwickelungsgeschichte.* 1876. Bd. I.

[4] Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XLV.

[5] Citirt nach Sobotta.

Befruchtungsfähigkeit der Eier durch unsichtbare innere Veränderungen ihres Stoffes hauptsächlich bestimmt wird. Diese Veränderungen müssen nicht nur im Eidotter, sondern auch in der Zona pellucida stattfinden, welche, obgleich sie ihr früheres Aeussere bewahrt, doch für die Spermatozoa durchdringlich wird.

Der zweite allgemeine Schluss, welcher aus meinen Untersuchungen gezogen werden kann, berührt die Frage der weiteren Entwickelung der künstlich befruchteten Eier. Auf diese Frage geben meine Versuche eine mehr negative als positive Antwort. In keinem Fall gelang es mir, zu beobachten, dass ein völlig künstlich befruchtetes Kaninchenei zu einem relativ höheren Entwickelungsstadium unter regelmässiger Entwickelung gelangte. Nur das erste Furchungsstadium (Stadium der 2 Kügelchen) war bei einigen solchen Eiern ganz normal (Versuche XXV und LXV); in allen höheren Stadien hatte die Entwickelung der künstlich befruchteten Eier bei meinen Versuchen einen abnormen Charakter. Es fragt sich, wo die Ursache dieser Erscheinung lag!

Die Versuche von Ott, welche ich schon früher erwähnte, zeigen, dass die künstliche Befruchtung der auf natürlichem Wege gelösten Eier als Resultat Schwangerschaft ergeben kann. Bei einem von meinen Versuchen (Versuch LXXXIII) wurde das natürlich gelöste Ei nach der künstlichen Befruchtung auch ganz normal beim Stadium der 16 Kügelchen angelangt gefunden. In einem anderen Fall dagegen, wo das Weibchen belegt war und nur die Eier künstlich gelöst wurden (Versuche LXXVII und LXXVIII), bekam ich keine guten Resultate. Also liegt die Ursache der anormalen Entwickelung der künstlich befruchteten Eier bei meinen Versuchen ohne Zweifel nicht im Samen, sondern in den Eiern selbst.

Auf die Frage, was die Ursache hiervon ist, kann ich kaum eine befriedigende Antwort geben. Bei meinen Versuchen konnte sie entweder darin liegen, dass die von mir benutzten Eier nicht völlig reif waren, oder darin, dass sie im Genitalcanal keine für ihre weitere normale Entwickelung günstigen Bedingungen vorfanden, oder endlich darin, dass ich bei meinen Manipulationen mit den Eiern dieselben beschädigte.

Um den ersteren Uebelstand zu vermeiden, benutzte ich in einer ganzen Reihe von Versuchen (Versuch LXXIII und alle folgenden) nur zweifellos reife Eier und doch bekam ich keine besseren Resultate. In einem Falle (Versuche LXXXVII und LXXXVIII) nahm ich für die Versuche ein Weibchen, das kurz zuvor geworfen hatte und liess es von einem Bock — unter solchen Bedingungen, welche die Möglichkeit des Eindringens der Spermatozoa in den Uterus und die Tuben ausschlossen — belegt werden; nichtsdestoweniger hatten die Versuche mit diesem Thier keinen guten Erfolg. Es ist auch wenig wahrscheinlich, dass die Eier bei allen

meinen Versuchen keine für ihre weitere normale Entwickelung nothwendigen Bedingungen in den Tuben und im Uterus fanden. Zwar wurden viele von meinen Versuchen ausserhalb der Brunstzeit ausgeführt, wann also Tuben und Uterus keine Veränderungen zeigten, welche im Genitalapparat beim Empfang der Eier unter normalen Bedingungen stattfinden; anderen Versuchen wurde durch die Unterbindung der Tuben und des Uterus die Bildung der Hydrosalpinx und der Haematometra hervorgerufen; in einigen Fällen wurden endlich die Tuben durch die Einschnitte u. s. w. verletzt. Aber bei einigen Versuchen befanden sich Tuben und Uterus scheinbar unter vollständig für die Entwickelung der Eier günstigen Bedingungen und doch war das Resultat dieser Versuche nicht besser als das der anderen. Was schliesslich die dritte Vermuthung — dass ich bei meinen Versuchen die Eier zu stark beschädigte — betrifft, so sprechen für diese Vermuthung zum Theil die Versuche von den Brüdern Hertwig:[1] wie bekannt, beobachteten die genannten Forscher bei den entweder durch Temperaturveränderungen oder chemische Mittel beschädigten Eiern niederer Thiere (Echinodermata) eine Ueberbefruchtung und einen anormalen Verlauf der Furchung; es scheint möglich, dass eine solche Beschädigung der Eier — entweder durch Kälte oder durch mechanische Einwirkungen — auch bei meinen Experimenten stattfand. Wenn aber dies für einige Versuche nicht unwahrscheinlich ist, so konnten doch bei meinen anderen Experimenten die Eier keine grosse Beschädigung erleiden. Man muss ferner nicht vergessen, dass von allen Zellen des Organismus die Eier am widerstandsfähigsten sind. Schliesslich war die Ueberbefruchtung bei den Hertwig'schen Versuchen eigentlich eine unmittelbare Ursache der anormalen Befruchtung; bei meinen Versuchen aber fand mehr eine mangelhafte als eine überflüssige Befruchtung der Eier statt.

Nach alledem muss ich also die gestellte Frage offen lassen. Was auch immer für eine Ursache die normale Entwickelung der künstlich befruchteten Eier hinderte — jedenfalls kann ich sagen, dass so relativ leicht es auch ist, Kanincheneier künstlich zu befruchten, so schwer ist es, eine weitere regelmässige Entwickelung der künstlich befruchteten Eier zu bekommen. Wenn eine solche Entwickelung überhaupt möglich ist, so kann sie es nur bei der strengsten Beobachtung aller Bedingungen, unter welchen das Kaninchenei sich gewöhnlich entwickelt, stattfinden.[2]

---

[1] *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien.* Jena 1887.

[2] Eine gewisse Aufmerksamkeit verdient der Umstand, dass es mir nie gelang, an der Stelle der angestochenen Follikel die Bildung der Corpora lutea zu beobachten. Dieses Factum wurde in einigen Fällen auch durch die mikroskopische Untersuchung der Eierstöcke, aus welchen die Eier künstlich gelöst wurden, von mir constatirt.

Nach diesen allgemeinen Schlüssen gehe ich zur ausführlichen consequenten Betrachtung der Erscheinungen, welche in den künstlich befruchteten Eiern stattfinden, über und fange mit dem Verschwinden des Keimbläschens und der Ausstossung der Polkörperchen-Processe, welche schon im Eierstock beobachtet wurden, an.

Verschwinden des Keimbläschens. Wie bekannt, ist es heutzutage eine „feststehende Regel, dass Eier mit Keimbläschen niemals befruchtungsfähig sind“.[1] Von 86 bei meinen Versuchen gefundenen Eiern enthielten nur 13 ein Keimbläschen. Diese Eier blieben in den Tuben verschiedene Zeit — von 6 bis 63 Stunden. Vier von ihnen wurden bei solchen Versuchen gefunden, wo kein Samen in die Tuben eingeführt war, die anderen 9 aber hatten viele Spermatozoa um sich und blieben nichtsdestoweniger unbefruchtet. Alle diese Eier waren sehr klein: nur ein einziges (Versuch XLIX) hatte 160 μ im Durchmesser und in diesem war das Keimbläschen undeutlich sichtbar. Das war auch das einzige dieser Eier, in welchem der Eidotter stark contrahirt war; in allen anderen füllte derselbe den ganzen oder fast den ganzen Eiraum aus. Ohne Zweifel gehörten also alle diese Eier der Kategorie der sehr jungen, sehr unreifen Eier an. Bei den übrigen 73 Eiern war das Keimbläschen nicht erkennbar, obgleich einzelne derselben auch ziemlich klein waren. Mit Ausnahme eines 96 μ grossen Eies (Versuch XLV), in welchem die Unsichtbarkeit des Keimbläschens durch den degenerativen Process erklärt werden konnte, darf ich auf ein 125 μ grosses Ei im Versuche LXIX und auf 3 andere, welche je 135 μ im Durchmesser hatten (Versuche XLVII und LXXI) hinweisen.

Ausstossung von Polkörperchen. Bischoff,[2] van Beneden,[3] Hensen,[4] Tafani[5] und andere Forscher fanden, dass das reife Kaninchenei gewöhnlich 2 Polkörperchen ausstösst und viel seltener nur ein einziges derartiges Körperchen ausgestossen wird. Deshalb, glaube ich, verdient das Factum besondere Aufmerksamkeit, dass ich in meinen Versuchen bei keinem völlig künstlich befruchteten Ei 2 Polkörperchen fand: alle solche von mir untersuchten Eier hatten entweder kein Polkörperchen oder nur ein einziges; selbst die Eier, welche sich schon in verschiedenen Furchungsstadien befanden, bildeten in dieser Beziehung keine Ausnahme. Zwei Polkörperchen

---

[1] Hertwig, *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte.* Jena 1890. S. 31.

[2] *Entwickelungsgeschichte des Kanincheneies.* Braunschweig 1842.

[3] La maturation de l'oeuf, la fécondation etc. des mammifères. *Bullet. de l'academie royale de Belgique.* 1875. T. XL. 2. sér. Nr. 12.

[4] A. a. O.

[5] I primi momenti dello sviluppo dei mammiferi. *Publicazioni dell' istituto di studi superiori in Firenze.* 1889.

wurden bei meinen Versuchen überhaupt nur einmal gefunden und zwar in einem Ei, welches wahrscheinlich auf natürlichem Wege gelöst wurde und sich ganz regelmässig entwickelte (Versuch LXXXIII).

Es dürfte nicht uninteressant sein, die Beziehungen zwischen der Grösse der Eier und ihrer Fähigkeit, die Polkörperchen zu bilden, zu verfolgen. Von bei meinen Experimenten mit Polkörperchen gefundenen Eiern hatte nur eines weniger als 160 μ im Durchmesser: es war nämlich ein 150 μ grosses Ei im Versuche LXXII. Andererseits hatten nur 4 von den Eiern, welche im Durchmesser 160 μ und mehr hatten und nicht entartet waren, keine Polkörperchen. Also existirt ohne Zweifel eine gewisse Correlation zwischen der Grösse der Eier und ihrer Fähigkeit, die Polkörperchen auszustossen, obgleich sie nicht absolut ist.

Die Grösse der Polkörperchen selbst schwankte in meinen Versuchen zwischen 10 μ und 22 μ, in den meisten Fällen aber war sie 12 bis 15 μ. Wie bekannt, fand Bischoff[1] ihren Durchmesser bei Kanincheneiern 13·5 bis 19 μ und Sobotta[2] bei Mäuseeiern mit 9 bis 17 μ.

Wie Sobotta, konnte ich bei meinen Versuchen die Polkörperchen selbst in solchen Furchungsstadien verfolgen, wo sie sich ihrer Grösse nach von Furchungskügelchen schon sehr wenig oder sogar nicht mehr unterschieden. Ich konnte sie daran erkennen, dass sie gewöhnlich ganz abgesondert von den Segmentationskügelchen lagen.

Befreiung der Eier von den Zellen des Discus proligerus. Dieser Process konnte nicht von mir eingehend verfolgt werden, weil die Eier bei meinen Versuchen relativ zu lange in den Tuben blieben und dadurch bei der Untersuchung gewöhnlich schon ganz frei von den Granulosazellen gefunden wurden. Das einzige Ei, welches relativ kürzere Zeit — nämlich $5^3/_4$ Stunden — in der Tube blieb, hatte ziemlich viele Epithelzellen um sich (Versuch XIV). Von allen anderen Eiern hatten nur 4 auf ihrer Peripherie eine ziemlich grosse Zahl Granulosazellen. Diese Eier blieben in den Tuben 23 bis 47 Stunden; 2 von ihnen wurden in der Abdominalhälfte, eines in der Mitte und eines in der Pars interstitialis der Tube gefunden; die Dimensionen von 3 waren ziemlich klein, aber das vierte Ei war 170 μ × 162 μ gross und befand sich schon in einem Furchungsstadium. Dieses erweist übereinstimmend mit den Ergebnissen Kölliker's, Sobotta's und anderer Forscher, dass selbst ziemlich entwickelte Eier in einzelnen Fällen lange Zeit die Zellen Disci proligeri erhalten können. Andererseits aber können sogar sehr unreife Eier nach

[1] A. a. O. S. 54.
[2] A. a. O. S. 52.

einem genügend langen Aufenthalt in den Tuben sich von Granulosazellen völlig befreien.

Contraction des Eidotters. Von 61 bei meinen Versuchen gefundenen nicht segmentirten Eiern hatten 34 einen mehr oder weniger bedeutend contrahirten Eidotter, bei anderen 27 aber füllte derselbe den ganzen oder fast den ganzen Eiraum. Fast alle letzteren Eier waren entweder stark degenerirt oder sie gehörten der Kategorie der sehr jungen an und hatten nur eine geringe Grösse; dagegen hatten die Eier mit einem contrahirten Dotter wenigstens 135 bis 145 μ im Durchmesser, meistens aber maass ihr Durchmesser 160 μ und mehr. Auch die Polkörperchen existirten nur bei den Eiern, welche einen contrahirten Dotter hatten, während die Eier mit nicht contrahirtem Dotter keine solche Körperchen hatten. Die Contraction des Dotters kam bei meinen Experimenten in zweierlei Form vor: in einigen Fällen hatte der contrahirte Eidotter eine ovale Form, in den meisten aber bewahrte er seine runde Gestalt.

Da die Dimensionen des ganzen Eies, der Zona pellucida und des Eidotters bei einigen Eiern von mir ganz genau gemessen wurden, versuchte ich, zu berechnen, welchen Theil seines Umfanges der Eidotter bei der Contraction verlieren kann. Es hat sich dabei herausgestellt, dass der Eidotter nicht nur bis zur Hälfte, sondern bis zum Drittel seines ursprünglichen Volumens sich contrahiren kann; z. B. bei einem Ei im Versuche XLIX hat der Eidotter nach der Contraction 65 Proc. seines Volumens verloren. Ich konnte leider nur wenige derartige Berechnungen ausführen; doch bemerkte ich dabei, dass je reifer ein Ei ist, in desto höherem Grade sein Dotter sich scheinbar contrahiren kann.

Geschwindigkeit der Bewegung der Eier durch die Tuben. Durch Bischoff's,[1] van Beneden's[2] und Hensen's[3] Untersuchungen ist festgestellt worden, dass die Kanincheneier ungefähr 3 Tage in den Tuben bleiben und erst nach diesem Termin in den Uterus eintreten, wobei sie im Allgemeinen viel schneller durch die Uterinhälfte der Tuben, als durch die Ovarialhälfte derselben gehen. Bei meinen Versuchen hatten die Eier eine viel grössere Geschwindigkeit: nicht selten fand ich dieselben schon nach 22 bis 23 Stunden in der Pars interstitialis tubae (Versuche XXV, XLVI, LXI u. s. w.) und nach 46 bis 47 Stunden schon im Uterus. Diese auffallende Geschwindigkeit kann dadurch erklärt werden, dass die Tuben bei meinen Versuchen oft von den Röhren, Ligaturen u. s. w. stark gereizt wurden und deswegen sich stärker peristaltisch contrahirten. Doch muss

---

[1] A. a. O. S. 49.
[2] A. a. O. S. 19.
[3] A. a. O. S. 261.

ich dabei bemerken, dass diese Erklärung nicht auf alle meine Fälle völlig anwendbar ist; im Versuche VII z. B. blieb die Tube in relativer Ruhe, weil keine Ligaturen auf dieselbe gelegt waren und keine Instrumente in ihr Inneres eingeführt wurden und doch ging ein Ei bei diesem Versuche während $29^1/_2$ Stunden durch fast den ganzen Eileiter.

Es ist auch merkwürdig, dass die Eier bei meinen Versuchen oft mit verschiedener Geschwindigkeit sich in den Tuben bewegten. Bei dem Versuche XLV z. B. wurden die gleichzeitig eingeführten Eier in der ganzen Ausdehnung der Tube gefunden, dasselbe wurde auch in Versuchen LX, LXV, LXXI, LXXII u. A. gefunden. Eine solche Unregelmässigkeit der Bewegung der Eier in den Tuben wurde schon von Graaf beobachtet, aber Bischoff[1] zweifelte an der Richtigkeit dieser Beobachtungen. Die von mir gefundenen Thatsachen beweisen, dass dieselben vielleicht viel näher der Wahrheit kommen, als Bischoff dachte.

Die Ursache dieser verschiedenen Geschwindigkeit liegt, glaube ich, darin, dass die Eier bei meinen Versuchen mit verschiedenen Quantitäten von Epithelzellen auf ihrer Peripherie in die Tuben eintraten und nach verschiedener Zeit sich von denselben befreiten. Dabei gingen die von vielen Zellen umgebenen Eier durch die Tuben viel langsamer, als die ganz von den Zellen freien oder nur von wenigen Zellen umgebenen.

Eindringen der Spermatozoa in die Eier. Die meisten der bei meinen Versuchen gefundenen Eier waren von ziemlich vielen Spermatozoa umgeben, aber im Innern der Zona pellucida und im Eiraum selbst wurden Samenfäden nur in 28 Fällen gefunden. In 5 Fällen wurden einige (2 bis 3) frei schwimmende Spermatozoa im Eiraum selbst bemerkt, in den übrigen aber befanden sie sich nur in der Zona pellucida und zwar auch in relativ kleiner Zahl (Maximum 20). Die Samenfäden im Eidotter gelang es mir niemals zu beobachten. Wie bekannt, dringen die Spermatozoa unter natürlichen Bedingungen in die Eier in viel grösserer Zahl ein; Hensen[2] z. B. hat in einem Fall im Eiraum allein schon gegen 50 Samenfäden gefunden.

In vielen meiner Fälle, wo keine Samenfäden innerhalb der Zona pellucida bemerkt werden konnten, lagen sie dicht auf der Peripherie derselben. Dies beweist, dass nicht die Corona radiata, wie einige Forscher glauben, sondern die Zona pellucida selbst bei unreifen Eiern ein hauptsächliches mechanisches Hinderniss für die Befruchtung des Eies bildet.

In einem Fall gelang es mir, bei der mikroskopischen Untersuchung die Bewegungen der Spermatozoa im Innern der Zona pellucida zu beob-

[1] A. a. O. S. 46.
[2] A. a. O. S. 235.

achten. Obgleich diese Beobachtung nur 25 bis 30 Minuten dauerte, konnte ich doch dabei bemerken, dass die Samenfäden in die Zona pellucida senkrecht zu ihrer Oberfläche eindringen; sobald aber das ganze Köpfchen eines Samenfadens im Innern der Zona ist, ändert sich die Richtung seiner Bewegung und der Samenfaden fängt an, sich in schiefer Richtung zu bewegen.

Furchung der künstlich befruchteten Eier. Es ist schon oben gesagt, dass die bei meinen Versuchen beobachtete Furchung der völlig künstlich befruchteten Eier sich von der, welche man gewöhnlich unter natürlichen Bedingungen beobachtet, stark unterschied. Wie bekannt, erfolgt die Eisegmentation unter natürlichen Bedingungen ganz regelmässig; selbst bei der inaequalen und partiellen Furchung theilt sich das Ei in symmetrische Kügelchen. Ganz anders ging die Furchung der Eier bei meinen Versuchen: überhaupt charakterisirte sich dieselbe durch Unregelmässigkeiten; der Eidotter theilte sich in Kügelchen, welche verschiedene Grösse hatten und ganz asymmetrisch lagen. Uebrigens konnte man alle von mir im Furchungszustand gefundenen, völlig künstlich befruchteten Eier in 3 Gruppen theilen: bei einigen Eiern war es unmöglich, eine Regelmässigkeit in der Grösse und in der Anordnung der Furchungskügelchen zu bemerken; bei anderen, in welchen der Eidotter schon in ziemlich viele Kügelchen getheilt war, konnte man zwischen den letzteren 2 grössere symmetrisch liegende Kügelchen unterscheiden, die von einer grösseren oder kleineren Zahl kleinerer und ganz asymmetrischer Kügelchen umgeben waren; bei dritten endlich, welche im ersten Furchungsstadium gefunden wurden, war der Eidotter in zwei der Grösse nach ganz gleiche und symmetrische Kügelchen segmentirt. Es liegt nahe, zu vermuthen, dass die Eier der zweiten Gruppe sich im ersten Stadium ebenso regelmässig wie die Eier der dritten Gruppe segmentirten, dass darauf aber diese Regelmässigkeit verloren ging. Das Ei Nr. 8 im Versuche LV zeigt, dass eine solche Vermuthung den Thatsachen ziemlich nahe entspricht. Dieses Ei bildet gleichsam einen Uebergang von der regelmässigen Theilung zur unregelmässigen; wir finden hier nämlich zwei fast gleich grosse ($85 \times 70\ \mu$ und $75 \times 70\ \mu$) Furchungskügelchen, von denen das kleinere ein drittes, viel kleineres und asymmetrisches Kügelchen abgesondert hatte. Was die zur ersten Gruppe gehörenden Eier betrifft, so ging die Furchung bei ihnen scheinbar vom Anfang an unregelmässig vor sich.

Wenn wir die oben angeführte Vermuthung annehmen, so können wir bei den von mir beobachteten künstlich befruchteten Eiern 2 Furchungstypen unterscheiden. Beim ersten Furchungstypus sondert der Eidotter nacheinander verschieden grosse Kügelchen so ab, dass die Dimensionen eines jeden abgetheilten Kügelchens viel kleiner als die Grösse des Mutter-

kügelchens sind (Ei im Versuch XLIX, Ei Nr. 4 im Versuch LV u. s. w.). Dadurch bildet sich endlich im Eiraum eine Gruppe von Kügelchen, von welchen das eine („Mutterkügelchen") viel grösser ist, als alle übrigen (Ei im Versuch XXXVII, Eier Nr. 5 und Nr. 14 im Versuch LV u. s. w.). Bei der Segmentation der zweiten Art theilt sich der Eidotter zuerst in zwei ganz gleich grosse und symmetrisch liegende Kügelchen (Ei im Versuch XXV und ein Ei im Versuch LXV), darauf aber theilt sich jedes dieser Kügelchen ebenso unregelmässig wie der ganze Eidotter in den Eiern der ersten Kategorie. Dadurch kann man zuletzt im Eiraum ein Conglomerat der Kügelchen sehen, unter welchen zwei durch ihre Grösse und symmetrische Lage sich scharf von den anderen unterscheiden (Eier Nr. 7, 8, 10 und 12 im Versuch LV, ein Ei im Versuch LX u. s. w.).

Die ungleich grossen Furchungskügelchen wurden auch bei den auf natürlichem Wege befruchteten Eiern von verschiedenen Forschern beobachtet; wir finden z. B. solche Beobachtungen bei Bischoff;[1] auch van Beneden[2] beobachtete, dass seine „globes ectodermiques" grösser als „globes entodermiques" waren; aber der von diesen Forschern beobachtete Unterschied bei der Grösse der Segmentationskügelchen war bei Weitem nicht so gross als der, welcher bei meinen Versuchen stattfand. Ausserdem segmentirten sich die von Bischoff und van Beneden untersuchten Eier, wenn auch in ungleiche, so doch in ganz symmetrische Kügelchen; dagegen theilten sich die von mir gefundenen Eier entweder ganz asymmetrisch oder nur im Anfang der Furchung symmetrisch.

Eine solche Unregelmässigkeit der Eifurchung wurde bisher scheinbar nur bei niederen Thieren beobachtet,[3] in solchen ihrer Eier nämlich, welche entweder durch Temperaturveränderungen oder durch chemische Mittel beschädigt waren. Aber diese Frage ist schon oben von mir berührt worden; hier bemerke ich nur, dass Schenk[4] bei seinen Versuchen mit künstlicher Befruchtung auch etwas derartiges beobachtete; die Linie nämlich, welche der Grenze zwischen den beiden (zukünftigen) ersten Furchungskügelchen entsprach, lag in den von ihm beobachteten Eiern nicht ganz in der Mitte des Dotters, sondern stark asymmetrisch.

Die Eintrittszeichen der verschiedenen Furchungsphasen zeigten bei meinen Versuchen auch keine Regelmässigkeit. Zwar fand ich bei solchen Experimenten, wo die Eier 22 bis 23 Stunden in den Tuben blieben, die Zahl der Furchungskügelchen nicht grösser, als 2 bis 3; aber in Fällen,

---

[1] A. a. O. S. Tab. III, Fig. 26.
[2] A. a. O. S. 23ff.
[3] Hertwig, A. a. O.
[4] A. a. O. S. 118.

wo der Versuch 46 bis 47 Stunden dauerte, wurden von mir die Eier in sehr verschiedenen Segmentationsstadien gefunden; bei Versuch LV hatten z. B. die verschiedenen Eier von 2 bis 30 Furchungskügelchen, obgleich sie alle dieselbe Zeit, nämlich 47 Stunden, in der Tube blieben.

30 war die grösste Zahl der Furchungskügelchen, welche es mir gelang, bei den von mir gefundenen segmentirten Eiern zu bemerken. Was die Grösse derselben betrifft, so schwankte sie zwischen $100 \times 80\,\mu$ und $15 \times 15\,\mu$.

Die Eiweissablagerung bei künstlich befruchteten Eiern. Bei meinen Versuchen habe ich nur in 4 Fällen Eier, die von einer Eiweissablagerung umgeben waren, gefunden. In einem dieser Fälle war der Versuch (Versuch LV) bei einem schwangeren Weibchen ausgeführt, in drei anderen (Versuche LXXXI, LXXXIII und LXXXVII) waren die Thiere zweifellos in Brunst. Daher muss man vermuthen, dass die Tuben nur während der Schwangerschaft und Brunstzeit, wenn sie, wie bekannt, einer ganzen Reihe von Veränderungen unterworfen sind, die zur Bildung der Eiweissablagerung nothwendigen Stoffe absondern können. Dabei muss man jedoch bemerken, dass nur die Uterinhälfte der Tuben eine solche Fähigkeit besitzt, weil die Eier nur hier die Eiweissablagerung bekommen. Diese Thatsache wurde von vielen Forschern beobachtet, und meine Beobachtungen bilden auch keine Ausnahme: von den z. B. bei Versuch LV untersuchten Eiern hatten nur die in der Uterinhälfte oder im Uterus selbst gefundenen Eier eine Eiweissablagerung, bei den übrigen aber fehlte dieselbe. Auch die bei den Versuchen LXXXI, LXXXIII und LXXXVII mit einer Eiweissablagerung gefundenen Eier lagen entweder in der Uterinhälfte der Tuben, oder im Uterus selbst. Bei solchen Versuchen dagegen, wo das operirte Thier auch in Brunst war, aber die Eier nur in der Abdominalhälfte der Tuben gefunden wurden (Versuch LXXIII und LXXV), hatten sie keine Eiweissablagerung.

Die Resultate eines meiner Versuche, nämlich des Versuches XXVIII, widersprechen scheinbar der eben abgegebenen Vermuthung; dieser letztere Versuch wurde auch bei einem schwangeren Thiere ausgeführt, und doch fehlte die Eiweissablagerung bei dem hier gefundenen Ei, obgleich dasselbe auch in der Uterinhälfte der Tube sich befand und länger, wie z. B. die Eier bei Versuch LV, im Innern des Eileiters blieb. Aber dieser Widerspruch ist nur scheinbar: beim Versuche XXVIII befand sich die Tube unter zu anormalen Bedingungen, sie war zweimal umbunden, und dadurch traten die Erscheinungen eines starken Hydrosalpinx auf. Es ist nicht zu verwundern, dass die Eiweissauflagerung sich unter solchen Bedingungen nicht bildete.

Schliesslich muss ich sagen, dass die in Versuchen LV und LXXXVII beobachtete Eiweissauflagerung sich durch ihre Dünne auszeichnete: sie war

nur 15 μ bis 30 μ dick, während die normale Eiweissablagerung bei den im Uterinende der Tube sich befindenden Kanincheneiern nach Bischoff[1] 75 bis 80 μ dick ist, und ich selbst bei Versuchen LXXXI und LXXXIII die 65 bis 95 μ dicke Eiweissablagerung beobachtete. Dieser Unterschied kann durch die grössere Bewegungsgeschwindigkeit einiger von den bei meinen Versuchen gefundenen Eiern leicht erklärt werden.

Ich bemerke noch, dass im Versuche LV nicht nur die befruchtenden, sondern auch die unbefruchteten Eier von einer Eiweissauflagerung umgeben waren, die bei allen Eiern die ganz gleiche Dicke hatte.

Das weitere Schicksal der künstlich befruchteten Eier. Obgleich in den meisten meiner Versuche die Eier nur relativ kurze Zeit nach der künstlichen Befruchtung beobachtet werden, kann man doch kaum zweifeln, dass künstlich befruchtete Eier gewöhnlich nach kurzer unregelmässiger Entwickelung zu Grunde gehen. Dies findet in einigen Fällen, wie die Versuche VL und LXXXI beweisen, schon in den Tuben statt, in den meisten Fällen aber nur im Uterus. Dabei gehen einige von solchen Eiern durch die fettige Entartung (Versuch VL) verloren, bei anderen aber kann scheinbar ein directes Zerfallen der Dotterkügelchen (Versuch LXXXI) stattfinden. Eine ganz besondere Art des Untergangs wurde endlich bei drei Eiern im Versuche LXXXVII[1] von mir beobachtet: diese Eier waren ihres Inhalts ganz bar; nur bei einem blieben die Reste des Dotters, welche um das Ei die pseudopodienartige Auswüchse bildeten. Von anderen Forschern beobachtete Hensen etwas derartiges: einmal sah er nämlich bei einem, eben aus dem Follikel gelösten Meerschweinchenei einen zapfenförmigen Fortsatz des Dotters in die Zona pellucida hinein gehen.[2] In einem anderen Fall, wo die unbefruchteten Kanincheneier lange Zeit im geschlossenen Eileiter blieben,[3] beobachtete dieser Forscher auch kolbenförmige und baumförmige Fortsätze des Eidotters; aber in diesem Fall waren die Contouren der Zona pellucida und der Eiweissablagerung in Uebereinstimmung mit der Eidottersform verändert, während die beiden Hüllen bei den von mir beobachteten Eiern völlig unverändert schienen, obgleich der ganze Dotter fort war.

---

[1] Ich kann eigentlich nicht sagen, dass diese Eier vor dem Untergang befruchtet waren, aber dies kann mit gewisser Wahrscheinlichkeit nach der Zahl der in der Zona pellucida dieser Eier gefundenen Spermatozoa vermuthet werden: alle Eier mit so vielen Spermatozoa in der Zona pellucida zeigten bei anderen Versuchen Zeichen der Befruchtung. Uebrigens kommt hier wenig darauf an.

[2] A. a. O. S. 234.

[3] Ueber eine Züchtung unbefruchteter Eier. *Centralblatt für die med. Wissenschaft.* 1869. Nr. 26.

Schicksal der unbefruchteten Eier. Man kann heutzutage kaum zweifeln, dass eine parthenogenetische Furchung der Eier bei Säugethieren nie stattfindet. Sie ist wenigstens bisher von keinem Forscher beobachtet worden. Sobotta schreibt allerdings Hensen eine solche Beobachtung zu. „Hensen — sagt er — hat 100 Kanincheneier in einer abgeschnürten Tube gesehen und die Zerfallerscheinungen, die später anscheinend — ebenso wie im Ovarium — auftreten, für eine parthenogenetische Furchung gehalten. Ich halte die Deutung Hensen's für irrig und glaube, dass eine parthenogenetische Entwickelung bei Säugethieren nie vorkommt."[1] Aber die bezüglichen Arbeiten[2] von Hensen enthalten nichts, was als Grundlage für diese Beschuldigung benutzt werden könnte.[3] In der That haben die eigenthümlichen Veränderungen, welche bei unbefruchteten Kanincheneiern von Hensen beobachtet wurden, gar nichts der parthenogenetischen Theilung Aehnliches. Dabei wurden dieselben unter ganz besonderen Bedingungen (die Eier blieben sehr lange Zeit im geschlossenen Eileiter) beobachtet, gewöhnlich aber geht der Entwickelungsprocess bei unbefruchteten Säugethieren nicht weiter, als bis zum Schwinden des Keimbläschens und zur Contraction des Eidotters, d. h. bis zu Processen, welche schon bei den in Follikeln liegenden Eiern beobachtet werden.

Meine eigenen Beobachtungen bestätigen völllig diese Thatsache. In allen von mir beobachteten Fällen ging die Entwickelung der unbefruchteten Eier nicht weiter, als bis zum Schwinden des Keimbläschens, der Contraction des Eidotters und der Ausstossung der Polkörperchen.

Bei den meisten meiner Versuche haben auch die unbefruchteten Eier sich gut erhalten, bei einigen aber konnte ich in denselben verschiedene Stadien der Degeneration beobachten. Besonders leicht verfällt der Dotter der Entartung, während die Zona pellucida viel widerstandsfähiger erscheint. Was die Art der Degeneration betrifft, so beobachtete ich bei einem Experimente, wo die Eier 54 Stunden in der Tube blieben (Versuch XVI), gleich-

---

[1] A. a. O. S. 86.

[2] 1. Ueber eine Züchtung unbefruchteter Eier *Centralblatt für die medicinische Wissenschaft.* 1869. Nr. 26. 2. Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. *Zeitschrift für Anatomie u. Entwickelungsgeschichte.* 1876. Bd. I.

[3] Ich benutze diese Gelegenheit noch zur Richtigstellung eines anderen Irrthums bei Sobotta. Dieser Autor schreibt nämlich (a. a. O., S. 29): „Ich glaube mit Sicherheit bewiesen zu haben, dass eine Ovulation ohne Copulation stattfinden kann, ja in der Regel stattfindet. Reichert und Hensen, der sich mit dieser Frage besonders beschäftigt hat, nehmen das Gegentheil an." Thatsächlich aber lesen wir bei Hensen (*Physiologie der Zeugung.* S. 57): „Es ist voranzustellen, wie für Menschen und für eine Reihe von Thieren vollständig feststeht, dass die Ovulation ohne Begattung erfolgen kann, und regelmässig erfolgt."

sam eine trübe Schwellung mit folgender Vacuolisation; in den meisten Fällen waren aber die Eier fettig entartet. Dabei ging die Entartung auf gewöhnlichem Wege vor sich: zuerst erschienen im Eidotter kleine Fettkügelchen; nachher flossen sie in grösseren Tröpfchen zusammen; endlich verwandelte sich das Ei in ein dunkles Kügelchen, in welchem nur die Zona pellucida ein Ei erkennen liess. Zuweilen war dieser Prozess dem Anscheine nach von einer starken Vergrösserung des Eivolumens begleitet (Versuche VL und besonders LXXIII).

Hiermit schliesse ich die Darstellung der bei meinen Versuchen erhaltenen Resultate. Bei diesen Versuchen wollte ich besonders die embryologische Frage verfolgen, ob bei den Kaninchen die künstliche Befruchtung ausführbar sei. Die Antwort ist, wie man sieht, weder positiv noch negativ ausgefallen, aber es zeigt sich, dass die Bedingungen für eine durchaus erfolgreiche künstliche Befruchtung bei Säugethieren verwickelter und viel schwieriger erfüllbar sind, als bei den Kaltblütern. Da bei Katzen die Brunst ausserordentlich lange Zeit, bis 40 Tage, anhalten soll, wenn sie nicht belegt werden,[1] würden diese vielleicht für weitere Versuche ein günstigeres Substrat sein.

Zum Schluss nehme ich Gelegenheit an dieser Stelle, vor allem Herrn Prof. Hensen für die ausserordentliche Liebenswürdigkeit herzlich zu danken, mit der er meine Arbeit leitete. Auch dem Herrn Assistenten des Physiologischen Instituts Dr. Klein und Herrn Dr. Williams statte ich für ihre Hilfe bei der Ausführung meiner Versuche meinen freundlichen Dank ab.

[1] Hensen, *Physiologie der Zeugung*. S. 58.

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XII.)

(Die beigelegten Zeichnungen, welche verschiedene Furchungsstadien der künstlich befruchteten Eier darstellen, sind nach meinen Skizzen, die ich bei durchfallendem Lichte sehr rasch anfertigen musste, von Hrn. Freter gezeichnet. Dieselben stellen die Eier bei auffallendem Lichte dar, weil die Einzelheiten, die bei durchfallendem Lichte zur Beobachtung kamen, für die vorliegende Versuchsreihe nicht so sehr wichtig waren. Die für gewöhnlich bei auffallendem Licht unsichtbaren Spermatozoa liess ich einzeichnen. Die Proportion aller Theile der Eier ist in den Zeichnungen streng beobachtet.)

Fig. 1. Ei, welches 22 St. 40 Min. in der Tube blieb (Versuch LXV). Durchmesser des Eies mit Zona pellucida 165 μ; Zona pellucida 15 μ dick; beide Furchungskügelchen je 95 × 70 μ gross; Polkörperchen 10 μ.

Fig. 2. Ei, welches 47 St. im Genitalcanal blieb (Versuch LV, Ei Nr. 8). Durchmesser des ganzen Eies (mit Zona pellucida, aber ohne Eiweissablagerung) 165 μ; Zona pellucida 23 μ dick; Eiweissablagerung 25 μ; Hauptdimensionen des rechten der grösseren Kügelchen 85 μ und 7C μ, des linken 70 μ und 75 μ, des kleinen 35 μ und 35 μ; Polkörperchen 12 μ im Durchmesser.

Fig. 3. Ei, welches 52 St. im Genitalcanal blieb (Versuch LXXXI). Durchmesser des Eies (mit Zona) 185 μ; Zona pellucida 20·5 μ dick, Eiweissablagerung 65 μ; Hauptdimensionen des linken der grösseren Kügelchen 75 μ und 80 μ, des rechten 80 μ und 75 μ, des oberen 50 μ und 60 μ; die kleinen Kügelchen haben je 7 bis 10 η im Durchmesser; Polkörperchen 15 μ.

Fig. 4. Ei, welches 47 St. im Genitalcanal blieb (Versuch LV, Ei Nr. 7). Durchmesser des Eies (mit Zona) 175 μ; Zona pellucida 20 μ, Eiweissablagerung 25 μ dick; die zwei grössten Kügelchen haben je 50 μ im Durchmesser, die übrigen 20 bis 30 μ; Polkörperchen 12 μ.

Fig. 5. Ei, welches 47 St. 10 Min. im Genitalcanal blieb (Versuch IL). Durchmesser des ganzen Eies 175 μ; Zona pellucida 20 μ dick; das grössere Dotterkügelchen 90 × 85 μ gross, dass kleinere 40 × 35 μ; Polkörperchen 12 μ.

Fig. 6. Ei, welches 47 St. in der Tube blieb (Versuch LXXI, Ei Nr. 11). Durchmesser des ganzen Eies 160 μ, Dicke der Zona pellucida 20 μ; Hauptdimensionen des grösseren Furchungskügelchen 100 μ und 80 μ, des kleineren 30 μ und 18 μ; Polkörperchen 18 μ.

Fig. 7. Ei, welches 47½ St. in der Tube blieb (Versuch XXXVII). Durchmesser des ganzen Eies 170 μ, Dicke der Zona pellucida 19·3 μ; Durchmesser des linken Furchungskügelchens 80 μ, des mittleren 45 μ, des rechten 50 μ, des unteren 25 μ, des Polkörperchens 10 μ.

Fig. 8. Ei, welches 47 St. in der Tube blieb (Versuch LV, Ei Nr. 5). Grösse des ganzen Eies 170 × 162 μ, Dicke der Zona pellucida 20 μ; Durchmesser des grössten Furchungskügelchens 90 μ, der kleinsten bis zu 15 μ; Polkölperchen 15 × 10 μ gross; um das Ei Reste der Corona radiata.

Drüsenstudien.

Von

Erik Müller.

(Aus der histologischen Anstalt des Carolinischen med.-chir. Institutes in Stockholm.)

(Hierzu Taf. XIII.)

I. Die serösen Speicheldrüsen.

Historische Einleitung.

Wie bekannt, gebührt Heidenhain das grosse Verdienst, zuerst gefunden zu haben, wie die Zellen der verschiedenen Drüsen während der Secretion deutliche morphologische Veränderungen zeigen. Auch die Drüsen, welche in dieser Untersuchung behandelt werden sollen, die Eiweissdrüsen, wurden damals[1] eingehend von ihm untersucht. Im ruhigen Zustande sind die Zellen gross, die Kerne klein und zackig; im thätigen Zustande dagegen sind sie kleiner, ihr Protoplasma färbt sich stärker, die Kerne sind rund.

Was die Structurverhältnisse der Zellsubstanz der ruhigen und thätigen Zellen betrifft, so sieht er die ruhende Zelle aus einer in einer hellen, ungefärbten Grundlage eingebetteten, spärlich feinkörnigen, netzförmigen Substanz bestehend. Bei der Secretion sieht er, wie die Menge der hellen Grundsubstanz abnimmt, während die der körnigen oder netzförmigen Substanz (Protoplasma) mehr oder weniger zugenommen hat. Die helle Substanz der Zelle hat das Secret geliefert; die netzförmige Substanz (das Protoplasma) nimmt aus der Lymphe, welche die Acini umspült, Bestandtheile auf und wächst dadurch. Während der Ruhe wird von dieser die helle Substanz, die Vorstufe des Secretes, gebildet.

[1] Herrmann's *Handbuch der Physologie.*

J. N. Langley[1] sind wir für die, in gewisser Hinsicht recht interessanten Untersuchungen über die Structur der Zellen der serösen Speicheldrüsen während der Ruhe und der Thätigkeit, Dank schuldig. Besonders wichtig scheinen mir seine Ergebnisse darum zu sein, weil er die betreffenden Resultate hauptsächlich von ganz frischem oder sogar lebenden Materiale gewonnen hat. Einestheils hat er nämlich dünne Schnitte durch die frische Drüse verfertigt und in indifferenten Flüssigkeiten untersucht. Anderentheils hat er die dünne und durchsichtige Parotis des Kaninchens direct unter dem Mikroskope untersucht, und sich dabei derselben Versuchsanordnung bedient, mit welcher Kühne und Lea die Pankreas untersuchten. In beiden Fällen erhielt er die gleichen Resultate. In der Parotis des Kaninchens, der Katze und der Ratte findet er in dem Ruhestadium die Zellen mit Körnern gefüllt. Nach der Reizung verändern die Zellen ihr Aussehen und statt in ihrem ganzen Volum granulär zu sein, werden sie in der äusseren Zone, in der Nähe der Membrana propria klar und zeigen alle eine innere granuläre, und eine äussere klare Zone. — „That is, during secretion the granules normally contained by the cells, are in some way or other used up, probably to form part of the saliva secreted." Die Granula werden nicht in Alkohol fixirt. Auch in der Submaxillaris des Kaninchens besitzen die Zellen Granula und durchlaufen dieselben Veränderungen während der Thätigkeit und Ruhe, wie in der Parotis. Die Submaxillaris des Kaninchens hat aber einen besonderen Charakter darin, dass „the transition and any rate some of the ductule cells" mit noch grösseren Granula als die Zellen der Alveolen versehen sind. Darum treten diese Gänge besonders schön in den frischen Praeparaten hervor, als verästelte Bänder, aus grossen, stark lichtbrechenden Granula bestehend. Wie diese sich während der Secretion verhalten, kann er nicht sagen. — Wie aus dem Vorhergehenden erhellt, huldigt Langley der Ansicht, dass das Secret der serösen Speicheldrüsen aus Granula hervorgeht. Besonders wichtig sind seine Untersuchungen darum, dass er ganz frisches Material benutzt hat. Es scheint mir, dass viele von den jüngeren Forschern, welche die Speicheldrüsen untersuchen, der Langley'schen Arbeit zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt haben.

Altmann[2] hat die morphologischen Veränderungen der Zellen der Eiweissdrüsen während der Ruhe und Thätigkeit untersucht, und in seinem Granulawerke beschrieben. Er untersuchte verschiedene Eiweissdrüssen, besonders die Parotis der Katze, vermittelst seiner Methode: Fixirung in Osmium-Bichromat-Gemischen uud Färbung mit Säure-Fuchsin-Pikrin-

[1] *Journal of Physiology.* 1879. Vol. II.

[2] *Die Elementarorganismen* u. s. w.

Alkohol, und fand als Hauptresultat, dass die Secretion ein granulärer Process sei, d. h., dass das Drüsensecret aus morphologisch wohl characteristischen Granula hervorgehe. — Im Ruhezustand sind die Drüsenzellen mit graugelben Körnern gefüllt, welche in einer netzförmigen, roth gefärbten Substanz eingebettet liegen. In lebhafter Thätigkeit, z. B. nach einer subcutanen Pilokarpininjection ist das Bild ganz verändert. Die graugelben Körner sowohl wie die rothe intergranuläre Netzsubstanz der ruhenden Drüse sind verschwunden. An Stelle der Letzteren sieht man rothgefärbte Körner verschiedener Grösse. Die graugelben Körner sind augenscheinlich in das Secret übergegangen. Sie gehen aus den obengenannten rothen Körnchen hervor, welche ihre specifische Farbreaction bei ihrem Wachsthum in Folge der Aufnahme der Secretionsstoffe verlieren.

Man mag der allgemeinen Anschauung Altmann's über das Wesen der Granula beistimmen oder nicht; immer muss man gestehen, dass, wenn seine Angaben richtig sind, und sich nicht auf andere Weise erklären lassen, ein grosser Fortschritt in der Drüsenhistologie gemacht war.

Freilich muss man wohl zugestehen, dass er ja nicht der Erste ist, der Körner in den Drüsenzellen gefunden hat. Das vorstehende Referat der Langley'schen Untersuchungen zeigt dies genügend. So sagt auch unsere grosse Zellenautorität Flemming[1] bei der Recension der Altmann'schen Arbeit: „Dass in Eiweiss- und Schleimdrüsen bei der Secretbildung Körnchen betheiligt sind, ist den Histologen und Physiologen ja schon lange bekannt.“ — Immerhin muss es Altmann als ein grosses Verdienst zugerechnet werden, dass er die Veränderungen der Drüsenkörner während der Secretion zuerst gezeigt hat.

Ich[2] habe vor kurzer Zeit die Resultate meiner Untersuchungen über die Bildung des Secretes in den Speicheldrüsen dargestellt. Nach wohlgelungener Fixirung des Materiales in Sublimat und Färbung, besonders mit Eisenhämatoxylin, fand ich die feineren Secretwege als feine intercellular belegene Röhrchen, welche mit kleinen kugelförmigen Tropfen von fertig gebildetem Secrete — Secretvacuolen — besetzt waren. Sowohl die Capillaren, wie die Vacuolen, waren mit einer dünnen gefärbten Wandschicht versehen. Es war also hierdurch bestimmt und klar dargelegt, dass das Secret schon in dem Zellkörper fertig gebildet war, bevor es sich in die Capillare entleerte. Unerörtert blieben aber dabei die weiteren Fragen, aus welchen Bestandtheilen und wie entstehen die Secretvacuolen in den Zellen?

Eigenthümlich genug ist es, dass Altmann die Secretcapillaren und Secretvacuolen ganz übersehen hat. Er trennt die Drüsen in zwei ver-

[1] Merkel und Bonnet's *Jahresberichte.* 1893. Bd. III.

[2] *Archiv für mikr. Anatomie.* Bd. XLV.

schiedene Gruppen, „in solche mit offenen Secretionszellen, welche zunächst geformte, nicht gelöste Secretbestandtheile liefern, und in solche mit geschlossenen, deren Secretionsproducte schon innerhalb der Zellen gelöst werden. Dazwischen liegen dann diejenigen Arten, welche die Uebergänge bilden.“

Zu den letzteren rechnet er die Speicheldrüsen. Was die serösen Speicheldrüsen wenigstens betrifft, kann ich dem nicht beistimmen. Immer wird das Secret hier in Form von typischen Secretvacuolen innerhalb der Zellen gebildet.

Ich wurde also zum Studium der Drüsenzellen während der Ruhe und der Thätigkeit geführt. Meine histologischen Methoden waren hauptsächlich Sublimatfixirung nebst Färbung in Eisenhämatoxylin (M. Heidenhain) und wässerigen Rubinlösungen von verschiedener Concentration. Die Bilder, welche ich hiermit in verschiedenen Eiweissdrüsen erhielt, stimmten ganz überein, und ich war überzeugt, dass die Secretgranula Altmann's den wahren Structurverhältnissen entsprachen.

Nun kam aber die Fischer'sche Untersuchung: „Zur Kritik der Granulamethoden“ heraus. In zwei beachtenswerthen Aufsätzen[1] berichtete der genannte Verfasser über Untersuchungen, welche er angestellt hat, um die Stichhaltigkeit unserer modernen Fixirungsmittel zu prüfen. In Lösungen verschiedener Eiweisskörper erhielt Fischer Niederschläge von typischer Form. In dieser Hinsicht kann man die Eiweisskörper nach ihrem Verhalten gegenüber den histologischen Fixirungsmitteln in zwei Gruppen eintheilen, in Granulabildner und Gerinnselbildner. Zur ersteren gehören z. B. Pepton und Albumose, zur zweiten Gruppe Serumalbumin, Eieralbumin, Caseïn, Alkalialbuminat, Paraglobulin, Fibrin u. A. Besonders die sauren Fixirungsmittel zeigten sich als ganz vorzügliche Granulabildner. Um als solche wirken zu können, müssen die neutralen Fixirungsmittel auf saure Lösungen einwirken. Der Verf. theilt jetzt weiter mit, dass die so entstandenen Körner sich mit der Altmann'schen Methode (Säurefuchsin-Pikrin-Alkohol) ausserordentlich lebhaft färben, vollendet kugelig und von den Granulis Altmann's nicht zu unterscheiden sind. Auch für mich war es von besonderem Interesse, dass die Sublimatgranula mit Benda-Heidenhain's Hämatoxylin prachtvoll hervortraten. Wenn man Lösungen von Gerinnselbildnern und Granulabildnern mit einander mischt und dann die betreffenden Fixirungsmittel zusetzt, erhält man noch deutlichere Zellstructuren. Man bekommt nämlich dann Pepton- oder Albumosegranula eingebettet in Gerinnsel von Serumalbumin, Eieralbumin, Paraglobulin, Caseïn, Hämoglobin; die Fixirungsmittel, die hierbei anwendbar sind, sind

[1] *Anatomischer Anzeiger.* 1893—94. Bd. IX und 1894—95. Bd. X.

die Mischungen Flemming's, Altmann's, Müller's, Kaliumbichromat, Platinchlorid, Chromsäure, Sublimat, stets natürlich unter Berücksichtigung der chemischen Reaction der Gewebe. „Man stelle sich vor," sagt der Verf., „dass ähnliche Gemische die thierischen Gewebe durchtränken, und man wird sich selbst beantworten können, welche Täuschungen entstehen können." Der Verf. verspricht schliesslich den modernen Fixirungsmethoden den Todesstoss zu versetzen, indem er in einer kommenden, ausführlichen Arbeit zeigen will, dass „wirklich in den Zellen und Säften des Körpers diejenigen Stoffe in genügender Menge vorkommen, welche oben als Granulabildner bezeichnet wurden."

Die Fischer'schen Resultate ohne Weiteres zu verallgemeinern, das heisst aus dem Umstande, dass es ihm gelungen ist, in Peptonlösungen mit unseren gewöhnlichen Fixirungsmethoden färbbare Granula darzustellen, sogleich zu schliessen, dass alle bisher in den Zellen nachgewiesene Granula Kunstproducte seien, dies schien mir doch eine grosse Uebertreibung zu sein. Es wäre ja auch möglich, dass von den gekannten Granula einige wirklichen Structuren entsprechen, andere Fällungen darstellen. Es sind ja schon vorher gelungene Versuche gemacht, mit anorganischen Substanzen die Structuren verschiedener lebender Dinge nachzuahmen, ohne dass man dadurch berechtigt wäre von ganz identischen Sachen zu sprechen. Sicher ist es jedenfalls, man mag die Fischer'sche Anschauung, dass die Granula Kunstproducte seien, theilen oder nicht, dass unsere modernen Fixirungsmethoden nicht allein genügen, um Structurverhältnisse in den Zellen festzustellen. Darum musste man nach anderen Methoden suchen, um die mit den Fixirungsmethoden erhaltenen Resultate zu controliren. Der beste Weg, dieses Ziel zu erreichen, ist natürlich der: die lebende Zelle direct zu untersuchen.

In der That ist es mir auch gelungen, mit guten Apochromaten in dünnen Schnitten der frischen Drüse ganz dieselben Structurverhältnisse zu sehen, wie in den fixirten Praeparaten, wie ich unten näher darstellen will. In der letzten Zeit ist aus dem Heidenhain'schen Laboratorium eine Arbeit über Drüsenhistologie hervorgegangen, welche hinsichtlich der Structur der Drüsenzellen in gewisser Hinsicht interessant ist.

Krause[1] untersuchte die Speicheldrüsen des Igels. Die Parotis ist eine rein seröse Drüse. Die Zellkörper ihrer Drüsenzellen werden von einem ziemlich engmaschigen Protoplasmanetz gebildet; die Zellen der mit Sublimat, Osmiumgemischen oder Salpetersäure fixirten Drüsen sind mit Körnchen von den verschiedensten Dimensionen vollgepfropft, welche sich in dem Biondigemische intensiv roth, bei der Eisenalaun-Hämatoxylinmethode

[1] *Archiv für mikrosk. Anatomie.* 1895. Bd. XLV.

stark schwarz färben. Diese Körner werden von Krause als Kunstproducte im Sinne Fischer's aufgefasst, d. h. als Fällung der in den Maschen des Protoplasmas in gelöster Form enthaltenen Eiweisskörper. Denn in den Schnitten von frischen Drüsen, untersucht in einem indifferenten Zusatzmittel, sieht er von den Körnchen nichts. Die Körnchen in den Epithelzellen der Speichelgänge konnte Krause an frischen, recht dünnen Schnitten beobachten; in den Drüsenzellen sah er dagegen nur das obengenannte Netzwerk. Was die Veränderungen der Drüse während der Secretion betrifft, so fasst er seine Beobachtungen dahin zusammen: „Es zeigen sich hier im Wesentlichen alle die Veränderungen, welche von Heidenhain in den gereizten Eiweissdrüsen beschrieben worden sind." Der Verf. untersucht weiter die Submaxillardrüse des Igels eingehend. Von den eigentlichen Drüsentubuli kann er zwei Abtheilungen unterscheiden. Eine den Schaltstücken näher gelegene, welche aus kubischen Zellen mit einem Protoplasmanetze und darin enthaltener Granula aufgebaut ist, welche beide Bestandtheile sich in dem Biondi'schen Gemische intensiv roth färben lassen. An diese Tubuli schliessen sich dann andere, deren Zellen ein protoplasmatisches Netzwerk ohne Körner enthält, welches sich in dem Biondi-Gemische blau färbt. Mit Bordeaux und Eisenalaunhämatoxylin färbt sich das Protoplasma und die Granula der ersteren Zellen zart roth, bezw. schwarz, während die Zellen der zweiten Art einen gelblichen Ton mit schwarzem Protoplasmanetz annehmen. Also während wir in der Parotis in der Ruhe nur eine Art von Zellen haben, welche den rothen Zellen der Submaxillaris entspricht, kommt in der letzteren noch eine Zellenart vor, welche tinctorisch und mikrochemisch von der anderen verschieden ist. Durch chemische Untersuchung des Secretes „dieser eigenartig gebauten Drüse" kommt er zu dem Resultate, dass sie eine rein seröse ist, deren Secret freilich einen hohen Gehalt an anorganischen Salzen zeigt. Seine Deutung dieser verschiedenen Zellen scheint mir ein wenig gewunden zu sein. Auf Grund von, wie mir scheint, sehr unvollständigen und unbewiesenen mikrochemischen Reactionen, glaubt er, dass die blauen Zellen die überwiegende Menge der anorganischen Salze, insonderheit das kohlensaure Natron absondern, während die rothen Zellen die Absonderung des Eiweisses und der Kalksalze besorgen. — Es zeigt sich weiter, dass in den gereizten Drüsen der Unterschied zwischen den beiden verschiedenen Zellenarten verschwindet. „Die rothen Zellen stossen zum Theil ihre Granula aus, und färben sich dann hellroth, die blauen dagegen zeigen keine rein blaue Farbe, mehr in's Rothe spielende Nuancirung an." „Das geschilderte Verhalten zeigt uns deutlich, dass wir es in den beiden, auf den ersten Blick so verschiedenartig aussehenden Zellcomplexen der Submaxillaris im Grunde genommen doch nur mit denselben Zellen zu thun haben. Dadurch, dass

jede Zellart die Absonderung eines bestimmten Theiles des fertigen Secretes übernimmt, erhält sie ihr eigenthümliches Gepräge. Wird dieses Secret aber ausgestossen, so bieten beide Zellarten wieder ungefähr das gleiche Bild dar.“ — Mir scheint die einfachste Erklärung die zu sein, dass wir nur mit einer Zellenart in verschiedenem Functionszustande zu thun haben.

Aus der obigen Literaturübersicht geht wohl zur Genüge hervor, dass unsere Kenntniss von der Bildung des Secretes in den serösen Speicheldrüsen sehr unzureichend ist. Zwei Hauptansichten stehen einander gegenüber: Nach Langley und Altmann geht das Secret aus Körnern hervor. Die Zellsubstanz wird also hauptsächlich von diesen Körnern aufgebaut, welche bei der Secretion aufgelöst werden. Nach Heidenhain und Krause besteht das Protoplasma der Drüsenzelle aus einem Netzwerke, welches in seinen Maschen Eiweisskörper in gelöster Form erhält. Unter dem Einflusse des protoplasmatischen Netzwerkes wird das Secret aus den letzteren in einer freilich nicht näher beschriebenen Weise gebildet. Die Körner in den Drüsenzellen sind nach Krause Kunstproducte. Wie man sieht, differiren diese Ansichten sehr bedeutend von einander. Ich glaube, dass Jedermann nach den vorausgehenden Auseinandersetzungen mir Recht geben wird, wenn ich sage, dass eine eingehende und möglichst objective Untersuchung der Speicheldrüsenzellen sehr nothwendig ist. Die Resultate, welche man davon erhalten kann, scheinen mir nicht nur von speciellem, sondern auch von allgemeinerem Interesse zu sein, besonders nach der Veröffentlichung der Fischer'schen Untersuchungen. Durch die Grösse der Zellen, durch den sehr mächtigen Zufluss von Säften, welche diese Zellen von den Blutgefässen erhalten, sind diese Zellen sehr wohl dazu geeignet, zu zeigen, ob die Granula, welche darin seit längerer Zeit gesehen sind, Kunstproducte im Fischer'schen Sinne sind oder wahre Structurverhältnisse repräsentiren.

Ich will in dem Folgenden die Resultate mittheilen, zu denen ich in diesem strittigen Punkte gekommen bin.

Eigene Beobachtungen.

Ich habe die serösen Speicheldrüsen vom Menschen, Katze, Hund und Kaninchen untersucht. Meine Methode ist hauptsächlich Sublimatfixirung nebst Färbung in Eisenhämatoxylin (M. Heidenhain) und wässerigen Rubinlösungen von verschiedener Concentration gewesen. Die hiermit erhaltenen Bilder bekomme ich auch nach Behandlung mit verschiedenen anderen Reagentien, wie Formol, Osmiumgemischen u. A., doch nicht in der Schönheit und Distinctheit, wie in dem mit Sublimat behandelten Materiale.

Da es meine Aufgabe war, die Secretbildung vom morphologischen Gesichtspunkte aus zu erforschen, d. h. speciell zu sehen, wie die von mir

vorher genau beschriebenen Secretvacuolen entständen, habe ich vor Allem nach einem Materiale gesucht, in welchem die in verschiedenen Secretbildungsphasen sich befindenden Zellen neben einander vorhanden waren. Ein solches vorzügliches Material habe ich in der Submaxillarisdrüse des Kaninchens gefunden. Da diese Drüse mir den Schlüssel für das Verständniss der Secretionsvorgänge in den Eiweissdrüsen gegeben hat, fange ich meine Beschreibung damit an.

Die Submaxillarisdrüse des Kaninchens.

Wenn man einen gut fixirten und gefärbten Schnitt von der genannten Drüse mit schwachen Vergrösserungen untersucht, so sieht man schon, dass einige von den Drüsentubuli vor den übrigen sich durch eine stärkere Färbbarkeit auszeichnen. Man kann also helle und dunkle Drüsentubuli unterscheiden (Fig. 1). Diese Beobachtung lässt sich sehr leicht auch an dicken, nach beliebigen Methoden hergestellten Schnitten machen. Um zu erforschen, worin dieser Unterschied begründet ist, d. h. um die feineren Structurverhältnisse der Drüsenzellen zu verstehen, muss man gewisse Bedingungen, die Technik betreffend, erfüllen. Die wichtigste von diesen ist die Fixirung, welche fehlerfrei sein muss, besonders muss jede Schrumpfung verhütet werden. Dies wird zwar nicht immer durch die Sublimatfixirung erreicht, wenn man aber recht dünne Stückchen in reichliche Flüssigkeitsmengen einlegt, werden die misslungenen Versuche ziemlich selten. Weiter müssen die Schnitte dünn, 2 bis 4 μ, sein. Wenn man jetzt die obengenannten Theile der Drüse mit stärkeren Vergrösserungen durchmustert, so sieht man folgendes (Figg. 2 u. 3):

Die in den dunklen Tubuli vorhandenen Zellen ziehen ganz besonders die Aufmerksamkeit auf sich. Ihre Zellsubstanz besteht nämlich aus sehr gedrängten, grossen, tief dunkelroth, bezw. blau gefärbten Körnern (Figg. 2 und 3*a*). In einigen Zellen liegen sie dicht aneinander, die Zellsubstanz wird hier, wie es scheint, nur von den Körnern aufgebaut; in anderen wieder sieht man zwischen den Körnern schwach gefärbte, gekörnelte Fädchen, ein spärliches Gerüstwerk bildend, in dessen Maschen die schönen gefärbten Granula liegen.

Die hellen Drüsentubuli (Fig. 2, 3 b) werden von Zellen aufgebaut, deren Zellensubstanz ein Gerüst von feinen, gefärbten Balken enthält, welche sehr regelmässige, runde, helle Maschen beherbergt. Diese Zellen sind viel schwieriger in gut gelungenem fixirten Zustande zu erhalten, als die gefärbten Zellen. Darum wechselt ihr Aussehen auch ziemlich viel. Oft werden durch Schrumpfung die Maschen mehr oder weniger unregelmässig. Andererseits kann man sich an gewissen Stellen der Praeparaten (Fig. 3*b*)

überzeugen, dass die hellen Maschen nur Ausdrücke für schöne, runde, ungefärbte Granula sind, welche, von einander durch gefärbtes Gerüstwerk getrennt, den Haupttheil der Zellsubstanz aufbauen. Dass die Körner nicht immer wohl hervortreten, ist in ihrer Eigenschaft: sich sehr schwer fixiren zu lassen, wie später am Berichte meiner Erfahrungen über die Structurverhältnisse in frischem Zustande näher erörtert werden soll, zu suchen. Ausser diesen den Haupttheil der Zellsubstanz zusammensetzenden Körnern bildet das schon genannte, intergranuläre Gerüstwerk den anderen Bestandtheil der hellen Zellen, das in seiner Structur schwieriger zu beurtheilen ist. Soviel sieht man aber doch ohne besondere Mühe, das kleine gefärbte Granula von verschiedener Grösse — die kleinsten an der Grenze der Sichtbarkeit — darin enthalten sind. Die Anzahl dieser Körner variirt jedenfalls ziemlich stark in den verschiedenen Zellen.

Dies ist das Aussehen der zwei Zellenarten der Submaxillarisdrüse. Die von diesen Zellen aufgebauten Tubuli unterscheiden sich im Uebrigen nicht von einander. Nur betreffs der Lage muss bemerkt werden, dass die stärker färbbaren Zelltubuli im Allgemeinen den Schaltstücken am nächsten liegen. Ausnahmen von dieser Regel giebt es aber öfter.

Wie stehen diese Abschnitte des Drüsenparenchyms zu einander? Zwei Möglichkeiten sind hier denkbar. Einestheils könnte man meinen, dass die beiden Zellarten von verschiedener Natur seien und dass also verschiedene Stoffe in den verschiedenen Tubuli secernirt würden; anderentheils wäre es möglich, dass sie nur verschiedene Thätigkeitsstadien einer und derselben Zellart repraesentirten. Eine eingehende Untersuchung der nach der obigen Angabe hergestellten Praeparate lehrt, dass die letzte Meinung die wahre ist. Bilder, wie Figg. 4 u. 5, wo man deutliche Uebergänge zwischen den beiden Zellarten — den hellen und den dunklen — sieht, sind leicht zu finden. Man kann also Zellen sehen, welche zur Hälfte gefärbte, zur anderen Hälfte ungefärbte Körner enthalten. Die beiden Figg. 4 und 5 zeigen dies zur Genüge. Es scheint, als ob die Körner, nachdem sie eine gewisse Grösse erreicht haben, eine Metamorphose eingehen derart, dass sie nach vorhergegangener Fixirung die Farbe nicht aufnehmen. Noch deutlicher wird dies dadurch, dass diese Zellen nur verschiedene Thätigkeitszustände einer und derselben Zellenart darstellen, wenn man die Drüse durch sehr starke Reizung auf künstlichem Wege zu starker Secretion zwingt. Dann schwinden die stark färbbaren Theile des Drüsenparenchyms ganz und man erhält, wie Fig. 6 sehr deutlich zeigt, die schönsten Uebergänge, wo man sieht, wie die Körnermetamorphose stattfindet.

Die nähere Untersuchung der auf verschiedenem Wege gewonnenen Praeparate lehrt Folgendes über die Secretbildung in der Submaxillardrüse. Die hellen Zellen enthalten die nächste Vorstufe des fertigen Secretes. In

ihnen entstehen die Secretvacuolen. Die in diesen hellen Zellen vorhandenen ungefärbten Körner gehen direct in die Secretvacuolen über, um als fertig gebildetes Secret in die Secretcapillaren bezw. Lumina der Drüsentubuli ausgestossen zu werden. Die so verbrauchten Körner werden jetzt regenerirt. Die kleinen, in dem intergranulären Netzwerke liegenden, vermehren sich erst, dann wachsen sie, und, wenn sie eine gewisse Grösse erreicht haben, verändern sie sich so, dass sie die Farbstoffe nicht mehr aufnehmen, gehen also in unfärbbare, helle Körnchen über, welche später sich in Secretvacuolen umwandeln. Durch diese Umwandlungen der Körnchen innerhalb der Zellen entstehen drei verschiedene Zelltypen, welche immer nebeneinander in den Schnitten der Kaninchensubmaxillarisdrüse zu sehen sind. Ich habe sie in der Fig. 7 wiedergegeben. Erstens helle Zellen (*a*), in ihrer Peripherie mehr weniger reichlich mit Secretvacuolen versehen, übrigens mit hellen Granula erfüllt, welche durch ein intergranuläres, mit kleinen gefärbten Granula versehenes Netzwerk getrennt sind. Zweitens kleine gefärbte Zellen (*b*), deren Zellsubstanz von kleinen, dicht gedrängten, gefärbten Granula gefüllt ist. Drittens grosse gefärbte Zellen (*c*), welche aus grossen gefärbten Granula aufgebaut sind. Ich halte die drei verschiedenen Zelltypen für Stadien, die ineinander übergehen, wie ich oben näher ausgeführt habe.

Dies sind meine von den im Sublimat fixirten Praeparaten gewonnenen Resultate. Es werden mir vielleicht hierbei die Einen einwenden, dass alle die genannten Granulastructuren Kunstproducte im Sinne Fischer's seien, die Anderen, welche nicht so streng urtheilen und das Vorhandensein der stark gefärbten, deutlichen Granula anerkennen, dass die hellen Zellen doch keine Granula, sondern ein protoplasmatisches Netzwerk mit hellen Maschenräumen enthielten, ein Aussehen, dass, wie ich ja schon oben bemerkte, die Zellen an gewissen Stellen haben. Diese beiden Einwände aber werden durch die genaue Untersuchung wohl hergestellter frischer Praeparate zurückgewiesen. Denn — dies bemerke ich schon hier —, in diesen treten die Granulastructuren noch schöner als in den fixirten Praeparaten hervor. Gewisse Bedingungen müssen aber bei der Untersuchung erfüllt werden.

Um mit Erfolg die Structurverhältnisse in den ganz frischen Drüsenzellen studiren zu können, muss man sehr dünne Schnitte, unmittelbar nachdem die Organe von dem eben getödteten Thiere herausgenommen sind, untersuchen. Diese beiden Bedingungen müssen nothwendig erfüllt werden, wenn man die wahren Structurverhältnisse sehen will. Denn, wenn die Schnitte zu dick sind, dann sieht man gewisse von den im Folgenden beschriebenen Granula, nicht in ihrer wirklichen Form, sondern andere Structurverhältnisse werden vorgetäuscht; weiter verändern

sich die frischen Structurbilder ausserordentlich schnell. Endlich muss man sehr gute und scharfe apochromatische Linsen benutzen. Ich will diese Verhältnisse der möglicher Weise folgenden Controluntersuchungen wegen sehr scharf betonen.

Man sieht jetzt — wenn man die Schnitte entweder ohne Weiteres direct oder in indifferenten Flüssigkeiten untersucht —, dass die feinen Schnitte nicht gleichförmig sind. Dunklere Partieen von unregelmässiger Form sind in dem sonst hellen Schnitte eingesprengt. Die Aehnlichkeit mit den fixirten und gefärbten Schnitten fällt direct in's Auge. Wie in den vorigen gefärbte und ungefärbte Stellen wechseln, so sieht man hier dunkle und helle durcheinander. Es giebt also auch in den frischen Praeparaten zwei Zellarten: helle Zellen und dunkle Zellen. Braucht man danach stärkere Vergrösserungen, so sieht man mit grosser Deutlichkeit, dass sowohl die Zellen der dunklen (Figg. 8*a*, 9) wie diejenigen der hellen Drüsentubuli (Fig. 8*b*) aus schönen, grossen, von einander wohl abgegrenzten Granula aufgebaut sind.

Man lernt weiter, dass das verschiedene Aussehen der Drüsentubuli von der verschiedenen Beschaffenheit der Körner ihrer Zellen abhängt. Denn in den Zellen der dunklen Drüsentubuli sind die Körner durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen viel leichter wahrzunehmen. In den hellen Tubuli sind die Körner viel schwächer lichtbrechend, viel schwieriger zu sehen, aber wenn man bloss genügend dünne, frische Schnitte untersucht, treten sie immer sehr schön, als wohl abgegrenzte, mit scharfen Contouren versehene Körner, hervor. Sind die Bedingungen besonders günstig, so kann man auch in dem intergranulären Netzwerke der hellen Zellen kleine stark lichtbrechende Granula sehen, welche von den grossen hellen sich eben so scharf abheben, wie in den fixirten und gefärbten Praeparaten. Die Uebereinstimmung zwischen den fixirten und frischen Praeparaten werden nach dieser Beobachtung noch frappanter. Von Interesse ist es jetzt, dass, wenn man fortfährt, die Praeparate zu studiren, Veränderungen eintreten, welche natürlich als postmortale anzusehen sind. Hierbei ist es von ganz besonderer Wichtigkeit, dass die hellen Körnchen erst verschwinden und ihre Contouren undeutlicher werden, während dagegen das intergranuläre Netzwerk noch deutlicher hervortritt; statt des Bildes von dicht aneinander gelagerten Körnern, bietet jetzt die Substanz der hellen Drüsenzellen das Bild eines Gerüstwerkes dar. Die dunkleren Körnchen halten sich noch länger und schwinden erst in einer noch späteren Zeit.

Sehr lehrreiche Bilder bekommt man auch, wenn man einem dünnen Schnitte, der unter dem Deckglase liegt, eine concentrirte Sublimatlösung zusetzt. Man erhält dann in dem Schnitte keine körnigen Nieder-

schläge, wie man ja nach den Fischer'schen Untersuchungen erwarten könnte. Die Veränderungen, welche hervorgebracht werden, sind folgende: Die stark lichtbrechenden Körner, sowohl die grossen wie die kleinen, treten noch deutlicher hervor. Das Gegentheil zeigen aber die hellen, denn nur in wenigen Zellen behalten sie ihren Glanz bei; in den meisten Zellen werden sie undeutlicher, ihre Contouren schwächer und an gewissen Stellen tritt eine Netzstructur hervor. Wir lernen von diesen Versuchen, dass erstens das Sublimat in den Speicheldrüsen nicht in dem Fischer'schen Sinne als fällend wirkt, zweitens, dass es die Structurtheile in verschiedenem Maasse erhält, denn während die dunklen Zellen ihr Aussehen ganz wie in den frischen Praeparaten bewahren, wirkt das Reagenz verändernd auf die hellen Zellen, indem die hier anwesenden Körner undeutlicher werden und als Maschen in einem Netzwerke hervortreten. Das vorhergenannte verschiedene Aussehen der hellen Drüsentubuli erhält also durch diese Untersuchung der frischen Praeparate eine befriedigende Erklärung und die Betrachtung der hellen Maschen als Granula ihre volle Berechtigung.

Durch meine Untersuchung fixirter wie frischer Schnitte von der Kaninchen-Submaxillaris glaube ich festgestellt zu haben, dass in dieser Drüse zwei Zellarten vorkommen, welche durch ihren Gehalt an verschiedenen Körnern verschieden sind: Die einigen nehmen mit grosser Begierde Farbstoffe an, und erscheinen in frischen Praeparaten stark lichtbrechend; die anderen bleiben stets ungefärbt und sehen im frischen Zustande viel heller aus. Beide sind eng aneinander gebunden; diese gehen durch Wachsthum und Assimilation aus jenen hervor und wandeln sich ihrerseits in fertige Secretvacuolen um.

Die eigenthümlichen Bilder, welche die Submaxillarisdrüse des Kaninchens darbietet, sind gewiss nicht neu; auch wenn die in den vorigen Zeilen erhaltene Deutung derselben dies beanspruchen kann. So findet Nussbaum,[1] dass gewisse Zellencomplexe der Kaninchen-Submaxillaris nach Behandlung mit Osmiumsäure eine tiefschwarze Färbung annehmen, welche sie von den übrigen Zellen scheidet und welche Eigenschaft die Zellen ihrem grossen Reichthume von Ferment verdanken sollen.

Wie schon in der historischen Uebersicht mitgetheilt ist, fand auch Langley in der Kaninchen-Submaxillaris eigenthümliche Granula, welche für die „Transitions- und Duktule-cells“ eigenthümlich wären. Ueber ihre Rolle bei der Secretion konnte er nichts sagen. Nach seiner Beschreibung, sowie seinen Figuren, besonders nach Fig. 2 zu urtheilen, hat er ganz dieselben Bilder, wie ich oben beschrieben habe, gesehen. Der Deutung aber,

[1] *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1877. Bd. XIII.

welche er für diese Dinge giebt, kann ich nicht beistimmen. Aus meinen Studien der fixirten wie der frischen Praeparate, geht deutlich hervor, dass dieses verschiedene Aussehen der Drüsenzellen nicht in einem verschiedenen Genus, sondern in verschiedenem Functionszustande der betreffenden Zellen zu suchen ist.

Die Auseinandersetzungen und Gründe, welche hierfür bestimmend sind, habe ich schon oben erwähnt. Die Bilder, welche ich auf Taf. XIII mitgetheilt habe, beweisen meine Ansicht, wie ich hoffe, genügend. Doch will ich folgende Punkte noch besonders hervorheben.

In dem Maschenwerke der hellen Zellen liegen die ersten Semina der grossen, schönen, färbbaren Granula. Uebergangsstufen zwischen beiden Extremen sind die kleinkörnigen Zellen. Besonders aber die morphologischen Bilder, welche die eine Hälfte der Zelle von rothen Körnern erfüllt, die anderen aus hellen Körnern bestehend zeigen, welche ich sehr oft gesehen habe (Fig. 5), oder die, in welchen man einen langgestreckten Tubulus verfolgen kann, wo die dunkeln und hellen Zellen abwechseln (Figg. 4 u. 5), sind meiner Meinung nach keiner anderen Deutung fähig.

Man könnte vielleicht nach dieser Darstellung den Eindruck erhalten, als sei die Submaxillarisdrüse etwas ganz anderes als die übrigen serösen Speicheldrüsen. Dies scheint mir aber, vom morphologischen Gesichtspunkte wenigstens, nicht berechtigt. Die gefärbten Zellen der Submaxillaris stimmen nämlich ganz mit denjenigen der ruhenden Parotis überein. Ein Blick auf die Figg. 2, 10 und 11 muss Jedermann überzeugen. Andererseits stimmen die hellen Zellen ganz mit den Zellen der gereizten Parotis überein, wie aus Figg. 2 und 12 hervorgeht. Schon dies Verhältniss spricht für einen Uebergang zwischen den verschiedenen Submaxillariszellen. Die eigenthümlichen Structurverhältnisse der Submaxillaris müssen also ihren Grund haben in dem Verhältnisse zwischen Thätigkeit und Ruhe, welche Phasen sich hier anders verhalten als in der Parotis. Nach den Bildern zu urtheilen, muss die Submaxillarisdrüse des Kaninchens sich in stetiger Thätigkeit befinden, während in der Parotis desselben Thierchens, ebenso wie in der der Katze und des Hundes, regelmässige Phasen von Thätigkeit und Ruhe miteinander abwechseln.

Die Parotis von Kaninchen, Hunde und Katze.

Diese Drüse zeigt bei allen den genannten Thieren dieselben Structurverhältnisse. Ich fange mit der Beschreibung der Drüsenzellen in der Ruhe an. Wenn man ein Thier während 24 Stunden hungern lässt und dann die Parotis nach den oben genannten Praeparationsmethoden behandelt: Sublimatfixirung, Färbung in wässeriger Rubinlösung, bezw. Eisenhaema-

toxylinlösung, bekommt man Bilder, wie die Figg. 10 u. 12 darstellen. Bei schwacher Vergrösserung sieht der Schnitt gleichförmig roth bezw. blaugefärbt aus. Bei stärkerer Vergrösserung sieht man die Zellen mit rothen bezw. blauen ziemlich gleichgrossen, schönen Granula erfüllt (Figg. 10, 11). Wenn man sehr dünne Schnitte durchmustert, findet man zwischen den Granula sehr feine, körnige oder glatte Fäden, welche ein intergranuläres Netzwerk bilden. Das Bild ist sehr gleichmässig.

Untersucht man dagegen Schnitte von Drüsen, die in Thätigkeit während einer gewissen Zeit gewesen sind, so erhält man ein ganz anderes Bild, wie Fig. 12 zeigt. Man sieht hier helle Zellen mit hellen, runden Maschen, voneinander getrennt durch ein gefärbtes Netzwerk gekörnelter Fäden. In recht gut fixirten Praeparaten, noch besser aber in ganz frischen, erkennt man, dass die hellen Maschen nur der Ausdruck für schöne, grosse Granula sind.

Wie verhalten sich jetzt diese verschiedenen Bilder von den Drüsen in der Ruhe und in der Thätigkeit zu einander? Schon *a priori* scheint mir nur eine Deutung möglich: die nämlich, dass die gefärbten Körner irgend eine chemische oder physikalische Umwandlung erleiden und so in die hellen, ungefärbten Körner übergehen. Das kann man auch direct zeigen. Wenn man nämlich eine ruhende Drüse in Thätigkeit bringt und den richtigen Zeitpunkt kurz nach dem Beginn der Reizung wählt, findet man nämlich die Uebergänge zwischen den beim ersten Anblicke so verschiedenen Zuständen. In diesen Schnitten wechseln hell- und dunkelgefärbte Partien miteinander, wie Fig. 13 zeigt. Die gefärbten Partien bestehen aus den gleichen Zellen, wie sie vorher für die ruhende Drüse beschrieben worden sind. Die ungefärbten Theile enthalten ihrerseits ganz ähnliche Zellen, wie sie oben als thätig dargestellt sind. In diesen Praeparaten sieht man aber auch Uebergänge zwischen diesen beiden Zellenarten. In einigen Zellen findet man die Hälfte von gefärbten Körnern, die andere Hälfte von ungefärbten aufgebaut. Auch sieht man in gewissen Zellen schwach gefärbte blaue Körner, welche nur als directe Uebergangsstufe zwischen den beiden Körnerarten zu deuten sind.

Andererseits, wenn man die Drüse nach der Thätigkeit untersucht, findet man zahlreiche Zellen dicht mit sehr kleinen gefärbten Körnern gefüllt, welche aus dem intergranulären Netzwerke der hellen Zellen hervorgegangen sind und im Begriffe stehen zu grossen gefärbten Körnern der ruhenden Zellen heranzuwachsen.

Nach dem verschiedenen Functionszustande der Zellen kann man also in diesen Drüsen drei Zelltypen unterscheiden. Helle Zellen: mit grossen ungefärbten Körnern und kleinen gefärbten in dem intergranulären Netzwerke. Gefärbte Zellen: 1. mit grossen gefärbten Körnern, 2. mit

kleinen gefärbten Körnern. Wie die Uebergänge zwischen diesen stattfinden, wird aus dem Gesagten klar genug.

Principiell handelt es sich also hier, wie in der Submaxillarisdrüse des Kaninchens, um die gleichen Verhältnisse, d. h. bei der Thätigkeit gehen die färbbaren Körner in ungefärbte über, welche als die nächste Vorstufe des Secretes anzusehen sind. Jene regeneriren sich ihrerseits aus den kleinen in dem intergranulären Netzwerke liegenden Körnern der hellen Zellen.

So viel von den fixirten Praeparaten. Wenn man frische Schnitte unter Erfüllung der oben genannten Bedingungen untersucht, so kann man sich leicht davon überzeugen, dass die Zellen in allen Stadien, während Ruhe und Thätigkeit, stets Körnerstructuren zeigen. Vergleicht man frische Schnitte von Drüsen in Ruhe und Thätigkeit, welche also den oben genannten Unterschied betreffs der Drüsenkörner in fixirten Praeparaten zeigen, so erkennt man hier wie in der Kaninchen-Submaxillardrüse ähnliche Unterschiede zwischen den Körnern. In den ruhenden Zellen zeichnen sich die Körner durch ein ganz anderes und zwar stärkeres Lichtbrechungsvermögen aus, als in den thätigen Zellen, wo die Körner viel heller, aber doch immer sehr deutlich sind.

In der Parotis des Hundes und der Katze habe ich bei stark forcirter Thätigkeit eine interessante Abänderung des Secretionsmechanismus gefunden. Man sieht nämlich in gewissen Drüsentubuli die Zellen mit hellen grossen Vacuolen durchgesetzt (Fig. 14). Es ist sehr leicht zu constatiren, dass diese früher oder später sich in das Lumen entleeren. Was die Herkunft dieser grossen Vacuolen betrifft, so belehren die Praeparate auch darüber, insofern als man in einigen Zellen rothgefärbte Klumpen findet, welche sicherlich durch Zusammentreten mehrerer gefärbten Körner entstanden sind. Dabei entfärben sie sich und erfüllen oft in grosser Anzahl den ganzen Zellkörper, um schliesslich als fertiggebildetes Secret aus der Zelle ausgestossen zu werden. Doch scheint es bei sehr forcirter Secretion nicht zur Auflösung zu kommen, sondern die ungefärbten Riesenkörner werden direct in das Lumen gestossen, welches in diesem Falle von einer compacten Masse gefüllt wird.

Im Zusammenhange mit dieser Besprechung des Secretionsmechanismus muss ich einige Worte über die Natur der Secretcapillaren sagen. Erst von Cajal und Retzius[1] mit aller Bestimmtheit vermittelst der Golgi'schen Methode in den Speicheldrüsen festgestellt, sind diese Bildungen in auf gewöhnlicher Weise fixirten und gefärbten Praeparaten von mir[2] gesehen

---

[1] *Biologische Untersuchungen.* Neue Folge. Bd. III.

[2] Om inter- och intracellulära Körtelgängar. Stockholm. Samson och Wallin. 1894.

worden. Damals beschrieb ich die Capillaren als theils zwischen, theils in den Zellen selber verlaufend. Durch fortgesetzte Studien kam ich[1] inzwischen zu dem Resultate, dass die Bildungen nur intercellulär gelegen sind. Die Bilder, worin sie als intracellulär vorgetäuscht wurden, zeigten sich nämlich bei näherer Untersuchung als Schrägschnitte und vor Allem als Flächenbilder von intercellulär gelegenen Gängen. Später haben Krause[2] in den serösen Speicheldrüsen, Küchenmeister[3] in den mukösen sie als intracellulär liegend beschrieben. Von den Bildern, welche diese Forscher geliefert haben, bin ich aber nicht von der intracellulären Lage der Secretcapillaren überzeugt, sondern halte fortdauernd an meiner Ansicht fest, dass sie nur intercellulär gelegen sind. Meinen Standpunkt in dieser Frage formulire ich in folgender Weise: Die meisten von den Secretcapillaren liegen ganz deutlich zwischen den Zellen. Einige scheinen intracellulär gelegen zu sein, denn sie haben auf den ersten Anblick keine Beziehung zu den Zwischenwänden zwischen den Zellen. Ist die Färbung gut gelungen und der Schnitt auch im Uebrigen fehlerfrei, so kann man sich in den meisten Fällen überzeugen, dass über alle die Zellen, welche diese Capillaren einzuschliessen scheinen, ein gewisser Nebel ruht (Fig. 15*a*), welcher nichts anderes als das Flächenbild der zwischen zwei Zellen gelegenen, ektoplasmatischen Wandschicht ist. Diese scheinbar intracellulär gelegenen Röhrchen zeigen sich also bei näherer Analyse als deutlich intercellulär. Der einzige, wirklich stichhaltige Beweis für eine intracelluläre Lage wäre der Nachweiss, dass eine Capillare direct neben dem Kern läge. Dieses Bild ist mir aber niemals gelungen zu erhalten, trotzdem ich eine ungeheuere Menge von Praeparaten über wohlgelungene Secretcapillaren von verschiedenen Drüsen durchmustert habe. So habe ich mich immer mehr überzeugt, dass die Secretcapillaren nur intercellulär gelegen sind.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Wenn ich die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen über die Secretbildung in den Eiweissdrüsen zusammenfasse, so habe ich folgendes gefunden:

1. Das Speichelsecret geht aus Körnern hervor, welche sehr charakteristischen Umwandlungen unterstehen.

---

[1] *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1895. Bd. XLV.

[2] *Ebenda.* 1895. Bd. XLV.

[3] *Ebenda.* 1895. Bd. XLVI.

2. Das Secret ist schon in den Drüsenzellen in der Form von kleinen, runden Vacuolen fertiggebildet, welche Vacuolen durch eine färbbare Wandschicht von der Umgebung scharf abgegrenzt sind. Diese Vacuolen sind erst von Retzius in Golgi'schen Praeparaten, von mir aber zuerst in gewöhnlichen Praeparaten dargestellt.

3. Diese Vacuolen gehen aus den Körnern der Drüsenzellen hervor und zwar am nächsten aus solchen, welche in fixirten und gefärbten Praeparaten ungefärbt sind und in ganz frischen sich durch ihr schwaches Lichtbrechungsvermögen auszeichnen.

4. Diese wachsen ihrerseits aus den gleichen hervor, welche in fixirten Praeparaten stark färbbar, in frischen stark lichtbrechend und von sehr verschiedener Grösse sind, von solchen, welche kaum zu sehen sind, bis zu solchen, welche den hellen an Grösse nahe stehen.

5. Nach dem verschiedenen Reichthum der Zellen an diesen Körnern haben die Zellen ein verschiedenes Aussehen, welche in ihren Extremen als Zellen mit grossen hellen Körnern, die durch eine die sehr kleinen färbbaren Körner enthaltende Netzsubstanz von einander getrennt sind, und als Zellen mit grossen färbbaren Körnern sich darbieten.

6. Während sehr starker Secretion wandeln sich die färbbaren Granula direct in Secretvacuolen um.

7. Die Secretcapillaren der Eiweissdrüsen sind alle intercellulär gelegen.

Aus dem Vorstehenden geht ja sehr deutlich hervor, dass ich die Altmann'sche Ansicht theile, nach der das Speichelsecret aus typischen Granula stammt, welche, in den Zellen liegend, Veränderungen unterworfen sind, die theils in Wachsthums-, theils in Assimilationsvorgängen bestehen. Ich habe sie in verschiedenem Materiale nach Fixirung und Färbung bestätigt; weiter habe ich ihre Anwesenheit und Eigenschaften in frischem Zustande beschrieben und hoffe hiermit diese Art der Altmann'schen Granula von der Verdächtigung, Kunstproducte zu sein, gerettet zu haben. Was übrigens ihre biologische Bedeutung betrifft, so betrachte ich sie nicht als Elementarorganismen im Sinne Altmann's, sondern stimme hierin völlig mit unserer grössten Autorität der Zellenlehre, Walter Flemming, überein, wenn er[1] sagt: „dass die Granula Elementarorgane der Zellen sind"; „dass sie Träger von Stoffwechselvorgängen sind, dass sie wachsen können und dass sie sich theilen können".

[1] Merkel und Bonnet's *Jahresbericht*. 1893. Bd. III.

In Verbindung hiermit bitte ich zu bemerken, dass ich weit davon entfernt bin zu glauben, dass die Körnchen die einzigen Bestandtheile der Zellsubstanz der Eiweissdrüsenzellen sind. Vielleicht bekommt man mit anderen Methoden noch andere Structurverhältnisse. So habe ich immer in den hellen wie in den gefärbten Zellen ein netzförmiges Gerüstwerk gesehen, welches in den beiden Zellenarten etwas verschieden ist. Es enthält die kleinsten färbbaren Körner. Wie diese entstehen, darüber lehren meine Untersuchungen gar nichts, auch nicht woraus das übrige Netzwerk aufgebaut ist. Vielleicht wird auch dies mit Hülfe anderer Methoden andere Structuren zeigen. Das aber glaube ich genügend festgestellt zu haben, dass das Secret aus in der Zellsubstanz belegenen Körnern hervorgeht; dass diese noch andere Organe für andere Functionen bewahren, halte ich für sehr möglich.

Stockholm, den 15. April 1896.

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XIII.)

Fig. 1. Die Submaxillardrüse des Kaninchens. Zeiss. Apochromat. Obj. 8·0 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 2. Dieselbe. *a* = rothe Zellen; *b* = helle Zellen; *v* = Secretvacuolen. Zeiss. Hom. Immersion 2·0 mm, 1·30. Comp. Oc. 6.

Fig. 3. Dieselbe. *a* = blaue Zellen; *b* = helle Zellen; *k* = Secretcapillar; *v* = Secretvacuole. Zeiss. Hom. Immersion 2·0 mm, 1·30. Comp. Oc. 6.

Figg. 4 u. 5. Dieselbe. Zeiss. Hom. Immersion 2·0 mm, 1·30. Comp. Oc. 6.

Fig. 6. Dieselbe. Rother Drüsentubulus nach starker Reizung der Drüsennerven. Die meisten der rothen Granula haben sich umgewandelt oder stehen im Begriffe sich in ungefärbte umzuwandeln. Zeiss. Hom. Immersion 2·0 mm, 1·30. Comp. Oc. 6.

Fig. 7. Typische Zellen der Kaninchen-Submaxillardrüse. *a* = helle Zelle mit grossen ungefärbten Körnern und kleinen gefärbten, intergranulär belegenen und Secretvacuolen (*v*); *b* = gefärbte Zelle mit kleinen Körnern; *c* = gefärbte Zelle mit grossen Körnern. Zeiss. Hom. Immersion 2·0 mm, 1·30. Comp. Oc. 6.

Fig. 8. Dieselbe Drüse im frischen Zustande. *a* = dunkle Zellen; *b* = helle Zellen. Zeiss. Hom. Immersion 2·0 mm, 1·30. Comp. Oc. 4.

Fig. 9. Dieselbe. Dunkle Zellen mit stark lichtbrechenden Körnern. Zeiss. Hom. Immersion. 2·0 mm, 1·30. Comp. Oc. 6.

Figg. 10 u. 11. Die Parotisdrüse der Katze nach 24stündigem Hungern. Zeiss. Hom. Immersion 2·0 mm, 1·30. Comp. Oc. 6.

Figg. 12 u. 13. Dieselbe Drüse während der Thätigkeit. Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 14. Dieselbe Drüse in starker Thätigkeit. Dieselbe Vergrösserung.

Fig. 15. Die Parotisdrüse des Kaninchens. *a* = Flächenbild einer Zellengrenze mit Secretcapillaren. Dieselbe Vergrösserung.

Geometrie und Statik der weiblichen Beckenorgane.

Von

Dr. med. **Max v. Arx,**
Chefarzt am Kantons-Spital in Olten.

(Hierzu Taf. XIV.)

Die Anregung zur vorliegenden Arbeit erhielt ich durch einen Fall von Uterusprolaps mit hochgradiger Cystocele und mediärer Cervixhypertrophie, wobei, wie dies in solchen Fällen ja bekanntlich meistens der Fall zu sein pflegt, der Fundus uteri so ziemlich in seiner physiologischen Lage in der Mitte der Beckenweite verharrt.

Wir legten uns hierbei zunächst die Fragen vor: 1. Welches sind die mechanischen Vorgänge bei der Entwickelung eines Gebärmuttervorfalls? und 2. Warum fällt bei so hochgradiger Ausbildung desselben der Gebärmutterkörper selbst nicht vor? — Die Antwort, die ich aus den Lehrbüchern der Gynaekologie und der mir zu Gebote stehenden Litteratur auf diese Fragen erhielt, befriedigten mich nur theilweise. Nicht nur fand ich nirgends genauere Angaben über die statistischen Beziehungen der Beckenorgane zu einander — denn, wo noch solche zu finden waren, schien mir die causale Folge von Ursache und Wirkung verwechselt zu sein —, sondern ich fand, und zwar offenbar auch aus diesem Grunde, die anatomisch-topographische Darstellung des weiblichen Beckens und seiner Organe in Wort und Bild selbst in den hervorragendsten Werken und Atlanten nicht in der gewünschten Praecision wiedergegeben. — Insbesondere ist es der Einfluss von Blase und Mastdarm auf den Uterus, welcher meiner Ansicht nach im Grossen und Ganzen bis dahin für die physiologischen Verhältnisse überschätzt worden, während umgekehrt bei pathologisch-anatomischem Verhalten der Beckenorgane gerade die hydrostatische Wirkung des beweglichen, flüssigen Blaseninhaltes von grösserer Bedeutung ist, als ihr gewöhnlich zugedacht wird.

Auf die nächstliegende Frage: Wie und wo liegen überhaupt die normalen Organe im weiblichen Becken bei den verschiedenen physikalischen Füllungszuständen derselben und welchen Einfluss üben letztere speciell auf die Lage des Uterus aus? — giebt uns Fritsch[1] folgende Auskunft: „Die Lage der weiblichen Genitalorgane in der lebenden Frau lässt sich nur durch die Untersuchung der lebenden Frau feststellen. Es braucht hier nicht weiter darauf eingegangen zu werden, dass alle Leichendurchschnitte mit und ohne Gefrierenlassen niemals im Stande sind, allein einen Aufschluss über die Lage bei der Lebenden zu geben. . . . . Die Scheide liegt in der liegenden Frau fast horizontal, nach oben concav. Zwischen ihr und dem Uterus, den Beckeninhalt überdachend, liegt die tellerförmige leere Blase, unmittelbar auf ihr der Uterus. . . . Von besonderer Wichtigkeit ist nicht zu vergessen, dass der Uterus 1. *in toto* nach allen Seiten, nach oben und unten verschieblich ist; dass er 2. in der Art bewegt werden kann, dass der obere grössere Hebelarm, der Körper, dem unteren kleineren Hebelarm, dem Cervix, Bewegungen im entgegengesetzten Sinne mittheilt und umgekehrt der Cervix dem Körper; und dass der Uterus 3. in sich beweglich ist, so dass das Verhältniss der Bewegungen als zweier Hebelarme aufhört und der Fundus isolirt nach einer Richtung hin sich bewegt. . . . . Von einer „Befestigung durch Bänder“ im gewöhnlichen Sinne kann demnach bei so bedeutender physiologischer Beweglichkeit nicht die Rede sein.“ — Im Ferneren vergleicht Fritsch sodann den Uterus in seiner Lage mit einem Buch, das lose zwischen zwei Händen gehalten wird. — Auch Schröder[2] betont zunächst, dass bei der Untersuchung der Lage der weiblichen Beckenorgane die Untersuchung an der Leiche im Stiche lasse und schreibt weiter: „Ist die Blase stark gefüllt, so liegt die hintere Fläche des Uterus der vorderen Mastdarmwand an; im Douglas'schen Raum ist kein Darm mehr“ u. s. w.

Im Ganzen richtiger und praeciser lauten unserem Dafürhalten nach die Angaben in den Werken über Anatomie und wird auch hier dem Bandapparat der Ligg. lata und rotunda eine grössere Rolle zugeschrieben als in denjenigen der Gynaekologie. Die richtigste figürliche Darstellung der weiblichen Beckenorgane, vom topographisch-anatomischen Gesichtspunkte aus beurtheilt, bietet wohl Heitzmann in seinem Atlas Fig. 402 „von der gefrorenen Leiche einer etwa 25 jährigen Person“.[3] Der Uterus liegt hier genau in der Mitte der Beckenweite, so dass die Mittellinie des Fundus

---

[1] *Krankheiten der Frauen.* S. 183.

[2] Handbuch der Krankheiten der weiblichen Geschlechtsorgane. *Specielle Pathologie und Theraphie.* Bd. X.

[3] Sowie Zuckerkandl, Blase. *Real-Encyklopädie* III. S. 338.

auf dem Medianschnitt mit der Beckenaxe zusammenfällt und der Fundus uteri den Mittelpunkt des mittleren geraden Beckendurchmessers nur um 7 bis 8 ^{mm} überragt. Allen Darstellungen der Anatomen nach können wir daher auch annehmen, dass die Untersuchung an der Leiche immer noch bessere Gewähr bietet für die richtige Beurtheilung der topographischen Verhältnisse der Beckenorgane als die interne oder die combinirte Untersuchung an der Lebenden selbst, wobei das Gefühl nur zu leicht irreleitet. Es wurde weder an der Leiche, noch bei einer Laparotomie physiologischer Weise eine Blase gesehen, die „tellerförmig" zusammengefallen war oder eine Form besass, wie sie in Lehrbüchern über Frauenkrankheiten öfters für normale Verhältnisse zur Darstellung gelangt; diese Bilder sind entweder aus dem Gebiet der Pathologie herübergenommen oder aber durch falsche Vorstellung und Sinnestäuschung des Untersuchenden entstanden.

Wenn nun einerseits die Befürchtung ausgesprochen worden, die Untersuchung an der Leiche liefere kein getreues Bild des normalen anatomischen Situs *in vivo* in Folge der Veränderung der Elasticität der Gewebe nach dem Tode, und wenn wir annehmen mussten, dass andererseits die Untersuchungsmethoden des Gynaekologen uncontrolirbare, unsichere und zum Theil sich widersprechende Resultate liefern, so durften wir versuchen, der Frage von einer anderen Seite beizukommen und so betraten wir das Gebiet der Statik und mathematischen Berechnung.

Wir liessen uns hierbei von folgenden Gedanken leiten: die charakteristischen Unterschiede, welche das ausgewachsene weibliche Becken kennzeichnen im Gegensatz zum puerilen und virilen, sind hervorgerufen durch die Entwickelung der weiblichen Sexualorgane zur Zeit der Pubertät. Wenn dem aber so ist — und es unterliegt wohl keinem Zweifel mehr und wir glauben auch den mathematischen Nachweis dafür erbringen zu können —, so ist es ein unbedingtes Erforderniss der Mechanik, dass sie, um mit Archimedes zu sprechen, „einen festen Punkt" habe, von dem aus sie angreifen kann; denn es ist geradezu undenkbar, dass ein Organ, das selbst nur von anderen abhängig ist und, ich möchte fast sagen, sich wie ein Fremdkörper in der Beckenhöhle hin und her bewegen soll, im Stande sei, auf die Entwickelung des knöchernen Beckens einen solch mächtigen und bestimmenden Einfluss auszuüben. Wo haben wir nun diesen oder diese mechanisch-statischen Stützpunkte zu suchen?

Wir gehen einen Schritt weiter und sagen: Wenn die Beckenformation von der Entwickelung der Gebärorgane, bezw. des Uterus abhängig ist, so müssen wir unbedingt auch umgekehrt aus dem Bau des knöchernen weiblichen Beckens auf die Lage des Uterus schliessen können. Nun braucht aber diese Lage keineswegs für alle Fälle eine fixe zu sein

und sie ist es offenbar auch nicht, so lange die statischen Druckverhältnisse der Bauch- und Beckenhöhle so variable sind. So lange wir aber diese Druckschwankungen nicht wenigstens im Grossen und Ganzen ermessen und ebenfalls mathematisch berechnen können, so lange ist uns jeder Schlüssel zur Lösung unserer Aufgabe benommen. Sehen wir uns daher zuerst nach dieser Seite hin etwas um!

Zunächst müssen wir immer und immer wieder daran festhalten, dass Becken- und Bauchhöhle zusammen physikalisch nur als ein grosser geschlossener Raum aufzufassen sind, in dessen elastische Wandung (Bauchwand, Zwerchfell, Beckenboden) sich einzelne unelastische Partien (Wirbelsäule, Becken) einschieben. Eine Vermehrung des Innendruckes dieser grossen Körperhöhle kann bedingt sein durch Raumverkleinerung in Folge von Contraction gewisser Partien ihrer Wandung oder aber durch Raumvergrösserung seiner Innenorgane, hervorgerufen durch Aufnahme gasförmiger, flüssiger oder fester Contenta. In allen diesen Fällen verbreitet sich der vermehrte Innendruck nach bekannten physikalischen Gesetzen gleichmässig nach allen Seiten hin und zwar nicht nur auf die Innenorgane selbst, sondern in erster Linie auf die Bauchwand, wobei wir unter diesem letzteren Ausdruck die ganze Umwandung der Bauchbeckenhöhle begreifen. Freilich ist die Wirkung dieses vermehrten gleichmässigen Abdominaldruckes auf die verschiedenen Partien dieser Umwandung verschieden je nach dem Elasticitätsgrad derselben, wobei wir, ohne einen Fehler zu begehen, den Elasticitätscoefficient der ausgewachsenen Wirbel- und Beckenknochen gleich null annehmen können. Je elastischer die übrigen Partien unserer Bauchwand sind und je weniger Aussendruck auf ihnen lastet, um so weniger Widerstand werden sie dem Innendruck entgegenstellen, um so mehr müssen sie demselben nachgeben bis zu dem Punkte, wo sich Innen- und Aussendruck und elastische Spannung das Gleichgewicht halten. Sobald diese Spannungsgrenze andauernd erreicht oder gar überschritten wird, ist die Wirkung eine bleibende und an den Geweben sichtbare. Ganz dasselbe wie für die elastische Bauchwand gilt auch für die kleinen elastischen Hohlkörper, die mit wechselndem Füllungsgrad im Innern derselben neben einander liegen und in erster Linie unter dem allgemeinen Druck der sie umgebenden grösseren „Bauchblase" stehen. Jede Steigerung des Innendruckes eines solchen Organs muss also in erster Linie den allgemeinen Druck in der Bauchhöhle steigern und erst in zweiter Linie indirect durch Steigerung des allgemeinen Intraabdominaldruckes von allen Seiten gleichmässig auch auf ihre Mitorgane wirken und zwar so lange, bis in der ganzen Bauchhöhle ein allgemeiner Spannungsausgleich stattgefunden und überall statisches Gleichgewicht hergestellt ist. Es ist bei diesem allgemeinen Austausch der

Kräfte nun sehr leicht möglich in Folge der eigenen Statik, die jedes Organ für sich in Anspruch nimmt, gemäss dem Cohäsionscoefficient seines Inhaltes, der Elasticität und Befestigung seiner Wandungen, dass ein und dasselbe Organ von seinem Nachbarorgane zu gleicher Zeit an verschiedenen Punkten Bewegungen im entgegengesetzten Sinne erhält. Solche Relationen, wie wir sie gerade zwischen Blase und Uterus finden werden, sind natürlich nur dadurch denkbar, dass diese Organe unter dem allgemeinen Drucke der sie umgebenden Bauchblase stehen. Es handelt sich also hier überall um den Ausgleich verschiedener Druck- und Spannungsgrade der einzelnen Organe unter sich und mit der Mutterblase der Bauchwand und es tritt daher an uns zunächst die Aufgabe heran, nicht sowohl den absoluten Elasticitätscoefficienten der Bauchwand zu ermitteln, als vielmehr die Einwirkung des intraabdominalen Druckes auf die Bauchdecken in den verschiedenen Phasen desselben zu ergründen.

Den untersten Theil dieser Bauchbeckenwand bildet nun bekanntlich das unelastische knöcherne Becken mit dem elastischen Beckenboden. Dass die in dem kleinen Becken eingeschlossenen weiblichen Genitalien durch ihre Entwickelung in der Pubertätszeit an dem knöchernen Becken bleibende Veränderungen hervorrufen, die sich mathematisch berechnen lassen, haben wir bereits oben erwähnt. Diese messbaren Knochenveränderungen können aber nur der Ausdruck sein für die Wirkung der inneren Organe bei einer einzigen Spannungsphase dieser Organe, z. B. für den stärksten Abdominaldruck. Die Folge hiervon ist die, dass dann die Wirkung des Abdominaldruckes geringeren und geringsten Grades sich am unelastischen knöchernen Becken nicht mehr ermessen lässt. Wohl aber besitzen wir in dem elastischen wohl begrenzten Beckenboden, sowie in der Excursion des zugehörigen Steissbeins einen vorzüglichen Gradmesser für die Wirkung des Abdominaldruckes in jeder Phase desselben. Die mathematisch-statischen Endstützpunkte dieses Beckenbodens sind, auf dem Medianschnitt (s. Figg. 1 u. 2, Taf. XIV) betrachtet, vorn der unterste Punkt der Symphysenebene und hinten die Steissbeinspitze, bezw. der unterste Punkt des unbeweglichen Kreuzbeins.

Wenden wir uns zunächst zur Construction eines möglichst genauen Medianschnittes durch das weibliche Becken.

Bei unserer geometrischen Darstellung der Beckenconstruction bedienten wir uns absichtlich keiner jener Beckenmaasse und Winkel, die schon an so viel tausenden von Becken gemessen worden, da sie für die Geburtshülfe von der allergrössten Bedeutung sind. Alle diese Messungen von Linien wenigstens haben für die Darstellung den Nachtheil, dass sie nicht

absolut, sondern nur relativ genommen werden dürfen und dass daher die Durchschnittszahlen selbst der grössten Serien von Beckenmessungen noch beträchtliche Differenzen aufweisen. Viel sicherer ist dagegen, wie schon sehr frühe Hrm. v. Meyer in seiner Statik und Mechanik des Knochengerüstes ausdrücklich betonte, das Messen der Winkel. Ganz dasselbe ist ja auch in der Mineralogie beim Bestimmen der Krystalle der Fall, wobei die Flächenbreiten bekanntlich grosse Schwankungen zeigen. Die Stellung des skeletirten Beckens, sagt H. v. Meyer, entspricht dann derjenigen beim aufrechten Stehen mit geschlossenen Knien, wenn wir dasselbe mit seinen Tubera ischii so auf den horizontalen Tisch stellen, dass die Tubercula pubis und die beiden vorderen Darmbeinstacheln in der verticalen Ebene liegen. Dieser Vorschrift gemäss brachte ich das Becken, das mir zu meiner Untersuchung allein zu Gebote stand, das sich aber in allen Theilen als ein normales erwies, in die richtige Lage und projicirte nun zunächst drei Hauptpunkte der hinteren Beckenwand (Promontorium C und den unteren Kreuzbeinrand E und L) auf die horizontale und verticale Ebene, wodurch wir einerseits die Projectionspunkte C' und E', andererseits denjenigen in C'', E'' und L'' erhalten. Als weiterer Fixpunkt wurde ebenso die Spitze des Steissbeines H_1 durch Projection normirt. Am vorderen Beckenrand (Symphysendurchschnitt) fixirte ich nur zwei Punkte, nämlich die Lage der Tubercula pubis in der Verticalebene und den unteren inneren Symphysenrand X. Die Entfernungen all dieser Projectionspunkte vom Schnittpunkt der beiden senkrechtstehenden Ebenen ist aus Fig. 2, Taf. XIV ersichtlich.

Durch die Lage dieser sechs Punkte ist die Construction eines jeden Beckens gegeben. Die Punkte X und E begrenzen den geraden Durchmesser der Beckenenge; derselbe misst in unserer Zeichnung 11·6 ^{cm}. Dieser gerade Durchmesser pflegt auch bei allen Beckenmessungen der constanteste zu sein und wird meist zu 11·5 normirt. Seine Verlängerung nach hinten oben liegt in der unteren Kreuzbeinfuge (Verbindung des Kreuzbeins mit dem ersten Steissbeinwirbel), geht also durch die Punkte E und L. Die Verlängerung nach unten vorn trifft bei unserer Constructionszeichnung genau mit dem Schnittpunkt der beiden Projectionsebenen zusammen. Die Neigung dieser Linie zur Horizontalen misst 32°. Genau mit der Grösse dieses Winkels stimmt jedoch auch der Neigungswinkel der oberen Symphysenebene überein, den wir bei unserem Becken kleiner als er sonst überall dargestellt wird, ebenfalls zu 32° gemessen. Bestimmte Angaben über einen dieser Winkel habe ich nirgends gefunden und doch scheinen mir diese von hervorragender Bedeutung zu sein; denn dass diese beiden „Basiswinkel“ nun völlig gleich sind, scheint kein reiner Zufall, sondern ein absolutes Postulat der Statik zu sein.

Diese beiden Linien, obere Schambeinebene BXD und gerader Durchmesser der Beckenenge AXE müssen nämlich als die Angriffslinien der Last für die gesammten Beckenbaucheingeweide angesehen werden. Wir erhalten also für unsere Beckenconstruction als Basis ein gleichschenkeliges Dreieck, dessen Basiswinkel 32° betragen und dessen eine Spitze im Durchschnittspunkt A der Projectionsebenen liegt, während der Punkt X (Scheitel des Schambogens) die Lage des oberen Dreieckpunktes und damit die Länge der Basis bestimmt. Sofern die beiden Basiswinkel gleich und bekannt sind, wird somit das Basisdreieck ABX allein durch seine Höhe XX'' fixirt, d. i. den Abstand des Schambogenscheitels von der Horizontalen.

Als nächst wichtigster Punkt interessirt uns nun der Punkt H_1, die Steissbeinspitze. Das Steissbein besteht bekanntlich aus vier unter sich beweglich verbundenen Knochen, von denen der obere ebenfalls beweglich mit dem Kreuzbein verbunden ist. Diese letztere Articulation hat aber eine Hemmvorrichtung in den Cornua ossis coccyg., die sich bei zu starker Excursion des Steissbeines an die correspondirenden Cornua des Kreuzbeines anstellen und so jede weitere Excursion verunmöglichen; wohl aber können bei stärker werdendem Druck von innen die übrigen Zwischengelenke zwischen den übrigen Steissbeinkörpern eine gewisse Auswärtsbewegung der Steissbeinspitze ermöglichen. Diese Bewegung geschieht auf dem Kreisbogen $H_1 H_2$, der den untersten Punkt des Kreuzbeines E zum Mittelpunkt hat. Der Radius dieses Kreisbogens, d. h. die Länge des Steissbeines beträgt $2^1/_2$ cm. Gewöhnlicher Weise ist die Steissbeinspitze stark nach innen gerichtet (H_1), wie wenn sie durch die Sehne des geraden Durchmessers $H_1 X$ des Beckenausganges nach dem Schambeinbogen hingezogen würde. Diese Sehne $H_1 X$ nun wird zur Angriffslinie der Last bei gewöhnlichem, d. h. schwachem Abdominaldruck; der Beckenboden beschreibt dann einen Kreisbogen h_1 vom unteren Rande der Symphyse X zu der nach innen gerichteten Steissbeinspitze H_1. Vergrössert sich der Abdominaldruck, so wird die Steissbeinspitze allmählich nach aussen gedrängt und wandert auf dem beschriebenen Bogen nach aussen bis zu dem Punkte H_2, indem auch der elastische Beckenboden diesem stärker werdenden Drucke nachgiebt und nach aussen hinten ausweicht. Bei der stärksten Auswärtsrotation des Steissbeines, die durch die Hemmvorrichtung seiner Cornua und die Spannung seines Bandapparates noch zulässig ist, entspricht die innere Wölbung des Steissbeines der Wölbung desjenigen Kreisbogens, der durch die Punkte E, H_2 und X geht, d. h. der Beckenboden wird bei dieser Spannung um die Länge des Steissbeines verlängert und so das Steissbein in die Beckenbodenspannung eingeschaltet. Als hin-

terer Stützpunkt dieses Spannungsbogens ist nun nicht mehr der Punkt H_2 der Steissbeinspitze zu betrachten, sondern der unterste Punkt des unbeweglichen Beckens, der Punkt E, um den sich das Steissbein dreht; der vordere Ansatzpunkt X bleibt dabei unverändert.

Indem nun die Excursion der Steissbeinspitze nach aussen bis zu einem gewissen Grade offenbar proportional ist dem herrschenden Abdominaldrucke, erhalten wir gerade hierin einen Gradmesser für die relative Einwirkung desselben auf einen mathematisch scharf begrenzten Abschnitt der elastischen Bauchwand und können so umgekehrt versuchen, hieraus Schlüsse zu ziehen über die Lage gewisser Bauch- oder Beckenorgane, die in den verschiedenen Phasen der Spannung ihre Form und Lage ändern könnten.

Wird nun bei stärkster Excursion des Steissbeines der Abdominaldruck noch stärker vermehrt, so kann sich, wie bereits angedeutet worden, der ganze Beckenboden nicht mehr vorwölben, wohl aber ist die untere vordere Hälfte desselben — schon von Natur aus etwas schwächer — dem stärksten Drucke nicht im Stande Widerstand zu leisten; sie wölbt sich von sich aus vor, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man den Damm einer hochschwangeren Frau ins Auge fasst; zugleich steht selbstverständlich in diesem Falle das Steissbein in stärkster Excursionsstellung.

Wir haben bis jetzt angenommen, dass der elastische Beckenboden einem Kreisbogenabschnitte entspricht, der einerseits am Arcus pubis und andererseits am Steissbeine befestigt ist; dies muss in Folge des stets gleichmässig vertheilten Druckes von oben unbedingt richtig sein, sobald der ganze Beckenboden in allen seinen Theilen gleichmässige Elasticität besitzt. Man kann dies cum grano salis von vornherein annehmen, da median eigentlich nur ein Muskel, der Sphincter cloacae in Verbindung verschiedener Ligamente, das Becken nach unten abschliesst, indem er mit mehrfacher Durchkreuzung seiner Fasern jede einzelne Austrittsöffnung umgiebt. Zu beiden Seiten wird dieser Muskel ergänzt durch den Levator ani. Unsere Annahme, dass der Beckenboden einem Kreisabschnitte entspricht, haben wir auch durch Messungen mit dem Centimeterbande an einer grösseren Anzahl von Perineen insofern bestätigt gefunden, als die gefundenen Maasse der Beckenbodenkrümmung, vom Arcus pubis zum Steissbein gemessen, der Länge des Kreisbogens H_1, bezw. seiner Duplicatur YZ entspricht, während bei stärkster Spannung in den letzten Monaten der Gravidität der ganze Beckenboden, aber vorzüglich die untere vordere Hälfte desselben, durch die Dehnung verlängert erscheint. Ich lasse hier der Uebersichtlichkeit halber diese gefundenen Dammmaasse folgen. Vom Arcus pubis gemessen betrug die Entfernung in Centimetern:

	Orif urethr.	Commiss. anterior	Commiss. posterior	Anus	Os coccygeus
M Metritis I-Par. . . .	$0-^1/_2$	2	$4^1/_2$	8	13
C R Virgo	0	1	8	8	18
E R I-Par.	0	1	3	7	12
R D III-Par.	0	1	3	7	13
E Z Virgo int.	$^1/_2$	1	$3^1/_2$	7	$12^1/_2$
M K „ „	0	1	2	7	$12^1/_2$
E F „ „	0	1	$2^1/_2$	7	12
E V-Par.	$^1/_2$	$1^1/_2$	5	8	13
A Sl. III-Par.	0	1	4	7	$12^1/_2$
K A II- „	1	2	4	9	13
B Prol. uteri	$^1/_2$	$2^1/_2$	6	$8^1/_2$	$12^1/_2$
L C VI-Par. Retrofl. uteri (unvollständ. Prolaps)	1	$2^1/_2$	5	$10^1/_2$	13
B Dammplastik Cystocel elevat.	1	2	5	$10^1/_2$	$13^1/_2$
L W III-Par. Retrofl. rep.	$^1/_2$	$1^1/_2$	5	8	13
B Gravid. X	0	$^1/_2$	7	12	15
E F Gravid. VI—VII . .	0	$^1/_2$	$6^1/_2$	12	15

Diese wenigen und nur mit rohen Hülfsmitteln ausgeführten Messungen stimmen so mit unseren durch die Construction gewonnen Maassen und den aus statischen Principien abgeleiteten Schlussfolgerungen überein, dass an der Richtigkeit derselben kaum mehr gezweifelt werden kann.

So dürfen wir den Beckenboden ohne Weiteres als einen Kreisbogenabschnitt betrachten, der an seinem einen Ende am Arcus pubis (X) fixirt ist, während sich der andere Endpunkt H je nach der herrschenden Spannung auf einem Kreisbogen hin und her bewegt, der seinen Mittelpunkt im untersten Punkte E des Kreuzbeines besitzt. Bei starker Spannung (h_2) wird der Bogen durch Einschaltung des Steissbeines verlängert und seine beiden Endpunkte X und E sind jetzt die untersten Fixpunkte des knöchernen Beckens, beide auf den Schenkeln der sich kreuzenden Basiswinkel gelegen. Als statische Angriffslinien sind nun statt der Kreisbogen ihre zugehörigen Sehnen $XH_1 \dots H_2$ bezw. XE anzusehen. Bei maximalster Spannung des Beckenbodens, wo dieser in seiner Gesammtheit sich nicht mehr vorwölben kann und nur seine untere Hälfte eine stärkere Wölbung erfährt, wird der Mittelpunkt S_2 des ganzen Bogens zum einen Endpunkte des Maximalspannungsbogens h_3 mit der statischen Angriffslinie XS_2.

Die mathematischen Mittelpunkte all dieser Kreisbogenabschnitte sind nun jeweilig auf dem Perpendikel der zugehörigen Sehne zu suchen; so liegt z. B. derjenige für die Spannung h_1 in irgend einem Punkte des Perpendikels $P_1 O_1 T$, derjenige für den Spannungsbogen h_3 auf einem Punkte des in q errichteten Perpendikels. Was nun die Lage des Kreismittelpunktes bei der Spannung h_2 betrifft, so muss derselbe sowohl auf dem Perpendikel $P_2 O_2$ als auch auf demjenigen von $R O_2 T'$ liegen. Für diese Spannung h_2 ist somit das geometrische Kreiscentrum in O_2 absolut fixirt. Durch diesen Punkt O_2 geht selbstverständlich auch das Perpendikel des Maximalspannungsbogens h_3, da dessen zugehörige Sehne XS_2 zugleich auch Sehne ist des Kreisbogens XH_2, bezw. XE. Der Kreismittelpunkt jedoch für den Spannungsbogen h_3 kann nicht in O_2 selbst liegen, da dessen Radius kleiner sein muss als derjenige von $O_2 S_2$; er wird also näher dem Beckenboden auf der Linie $q O_2$ zu finden sein, worauf wir später zurückkommen.

Wir hätten nun noch die Lage des geometrischen Mittelpunktes für den Spannungsbogen h_1 genauer zu fixiren. Ohne uns hier zunächst genauer auf mathematische Berechnung einzulassen, können wir ohne Weiteres folgendes sagen:

In Folge von stärkerer Spannung und Excursion der Steissbeinspitze von H_1 nach H_2 muss sich der Radius des Beckenbodens vergrössern; das Centrum für den Bogen h_1 ist daher dem Beckenboden näher zu suchen als dasjenige von h_2 in O_2 gelegene. Da nun aber die Auswärtsbewegung der Steissbeinspitze um das Centrum E sich vollzieht und zum Theil von der gegenseitigen Lage der Punkte E und H abhängig ist, so ist es selbstverständlich, dass auch die Beziehungen der Kreiscentren der Spannungen h_1 und h_2 zum fixen Drehpunkt E enge sind. Und so finden wir die Mittelpunkte für alle Phasen der Spannung leicht, indem wir vom Punkte E aus durch das Centrum O_2 über die errichteten Perpendikel einen Kreisbogen beschreiben. Jeder Schnittpunkt dieser Kreislinie mit einem Perpendikel giebt die Lage des jeweiligen Kreismittelpunktes für eine Spannungsphase an. Der Schnittpunkt O_1 ist somit geometrisches Centrum für den schwächeren Spannungsbogen h_1, während der Schnittpunkt d mit dem Perpendikel $q O_2$ zum Mittelpunkte wird für die partielle Maximalspannung h_3.

Indem nun, wie wir zu zeigen später Gelegenheit haben, die statischen Centren nothgedrungen mit den mathematischen zusammenfallen müssen, so lassen sich, sobald einmal die beiden geometrischen Hauptcentren O_1 und O_2 gegeben sind, schon allein von diesen aus die Umrisse des medianen Beckendurchschnittes fast vollständig construiren. Weitaus die wichtigere Rolle schon der Natur der Sache nach spielt hierbei der Mittelpunkt O_2

der stärkeren und stärksten Spannung; denn, indem sich ja bekanntlich das weibliche Becken vor dem puerilen und männlichen durch stärkere Spannung auszeichnet, muss vor Allem dieses statische Centrum in hervorragender Weise bei der Entwickelung und Construction desselben betheiligt sein. Insbesondere sind es die äusseren Contouren des skeletirten Beckens, welche von hier aus beschrieben sind, und zwar wie folgt:

Die Verlängerung des Kreisbogens EH_2X nach vorne schneidet die innere Symphysenebene BD nochmals in J; die Verbindung dieses Punkte J mit dem Fixpunkte K (Tubercula pubis) giebt den oberen Rand des sogen. horizontalen Schambeinastes wieder und steht zur Horizontalen in einem Winkel von 45°. Verlängern wir diese Linie nach oben bis zum Punkte t und ziehen vom Mittelpunkte O_2 aus mit dem Radius O_2K (Fixpunkt) nach hinten einen Kreisbogen, so geht derselbe auch durch den Fixpunkt L und trifft die Verlängerung der oberen Schambeinebene KJ im Punkte t, der schon durch den von E aus beschriebenen Kreisbogen $O_1 \dots O_2$ gegeben erscheint. Der Punkt F dieser Linie KJt ergiebt sich als Schnittpunkt mit dem von O_1 aus beschriebenen schwächeren Spannungsbogen h_1. Eine Verbindungslinie dieses Punktes F mit dem Punkte A (Schnitt der Projectionsebenen) geht durch die Mitte der Symphyse und bildet mit der Horizontalen einen Winkel von 54°, während die Winkel zur inneren Symphysenebene 94°, bezw. 86° betragen. Die Linie FA geht zugleich durch den geometrischen Mittelpunkt O_1 und als Radius desselben Kreises ist $O_1F = O_1X$, also auch nahezu $= On$. Wir werden daher kaum irren, wenn wir die Linie nF als den geraden Durchmesser der Beckenweite bezeichnen, der unserer Construction gemäss eine Länge von 13·2 cm misst, wenn wir denselben bis zu dem von O_2 aus beschriebenen Symphysenbogen XJ, und eine solche von 12·9 cm, wenn die Gerade BD als Symphysenebene angenommen wird. Die übrigen geraden Beckendurchmesser, um dies gerade hier mitzutheilen, entsprechen nach unserer Construction ebenfalls den durch die zahlreichen Beckenmessungen gefundenen Mittelwerthen, nämlich:

Beckeneingang	$Dr = 10 \cdot 8$.
Beckenweite	$Dr = 12 \cdot 9$ (13·2).
Beckenenge	$Dr = 11 \cdot 6$.
Beckenausgang	$Dr = 9 \cdot 5$.

Es unterliegt also keinem Zweifel mehr, dass unsere auf ganz anderen Principien aufgebaute Beckenconstruction richtig ist, und dies um so mehr, als namentlich auch die Winkel mit den von Herm. v. Meyer u. A. angegebenen Maassen völlig übereinstimmen und zwar:

Winkel der Conjug. diag. zur Horizontalen zu . . . . 45°
Winkel der Conjugata (Promont. obererer Symphysenpunkt) 64°
Winkel der Beckenneigung . . . . 54°

Im Punkte F haben wir einen dritten Punkt für die vordere Kreuzbeinfläche gewonnen, dieser liegt zwischen dem zweiten und dritten Kreuzbeinwirbel an der Stelle, die bei vielen Becken in die Augen springt, indem sich hier meist deutlich eine flachere obere und eine stärker gewölbte hintere untere Fläche abgrenzen. Auf die Construction dieser Flächen kommen wir erst am Schlusse unserer Betrachtungen zu sprechen, nachdem wir die Statik der inneren Organe näher ins Auge gefasst haben. Ausserdem haben wir über die eigentliche Beckenzeichnung nur noch wenig nachzutragen. Die sogen. Beckenaxe $M O_1 P_1 m_1$ für die schwache Spannung und $M O_1 P_2 m_2$ für starke Spannung hat selbstverständlich den oberen Schenkel gemeinsam für beide Spannungen; derselbe ist aber ebenfalls gewölbt. Beide Axen entsprechen so ziemlich einer Parabel.

Die Punkte F und t werden zu Mittelpunkten für die inneren und äusseren Contouren der Bauchdecken, die sich im Punkte N, dem Nabel, schneiden, und zwar 13 bis 14 cm über der Symphyse, was auch den thatsächlichen Verhältnissen entspricht. Die Krümmung der Lendenwirbelsäule beschreibt sich von den Schnittpunkten ϑ und δ aus. — Alles Uebrige über den Beckenschnitt ist aus unseren Zeichnungen Figg. 1 u. 2, Taf. XIV ersichtlich und brauchen wir nicht weiter darauf einzugehen. Wir wenden uns daher zu der Betrachtung der inneren Beckenorgane: Mastdarm, Blase und Uterus.

Bei allen diesen unter dem ausgleichenden Drucke der Bauchwand stehenden Innenorganen hat man zur Beurtheilung ihrer eigenen Statik vor Allem Rücksicht zu nehmen 1. auf den anatomischen Bau des Organs und auf die Histologie seiner Wandungen, 2. auf die Form desselben und die Physik seines Inhaltes, 3. auf Zahl und Anordnung der Fixationen mit der Umgebung.

Der **Mastdarm** bildet eine ziemlich gleichmässig elastische Röhre, in deren Wandung bekanntlich eine musculäre äussere Längsfaserschicht und eine innere Ringfaserschicht aufgenommen sind. Die hintere Wand dieses Darmrohres ist seiner ganzen Länge nach mit der hinteren Beckenwand und dem Beckenboden eng verbunden, während die vordere Wand gegen die freie Bauchhöhle hin mit keinem grösseren Organe eng in Verbindung steht. Die Musculatur des Darmrohres hat in ihrer Function somit das Bestreben, einerseits das Lumen des Darmes möglichst zu verengern und sich um den Inhalt eng zusammenzuziehen; andererseits aber auch wird dieser meist feste Inhalt durch Verkürzung des Darmrohres peristaltisch weiter befördert. Da die hintere Darmwand der Beckenwand eng anliegt,

so bildet der Mastdarm auf dem Medianschnitte geometrisch und statisch eigentlich nichts anderes als eine Duplicatur der hinteren unelastischen Wandung des kleinen Beckens. Aus diesem Grunde ist es dem Mastdarme nicht vergönnt, eine wichtige selbständige statische Rolle zu spielen. Dieselbe kann nur darin liegen, durch die wechselnde Füllung eine Vermehrung oder Verminderung des Intraabdominaldruckes hervorzurufen. Der directe Einfluss des Mastdarmes auf die Nachbarorgane wird also dadurch abgeschwächt, dass seine Druckschwankungen eben vorerst durch die Bauchblase möglichst ausgeglichen werden.

Eine stärkere Füllung der Ampulla durch feste massige Contenta vermag allerdings die hintere Scheidenwand und damit auch wohl indirect den Cervix uteri etwas zu dislociren; auf den Uterus selbst vermag das Rectum kaum einen directen Einfluss auszuüben, da festere Verbindungen mit demselben gänzlich fehlen.

Völlig anders gestalten sich die Verhältnisse bei der **Blase**. Die Grundgestalt derselben bildet unter allen Umständen die Kugelform. Andere Formen sind meiner Ansicht nach unter normalen Druckverhältnissen gar nicht denkbar. Schon die Physik tropfbar flüssiger Körper lehrt uns als Grundgestalt des flüssigen Blaseninhaltes die Kugelform kennen. Diese kugelige Grundgestalt wird von einer Flüssigkeit, die von einer elastischen Blase umschlossen ist, so lange innegehalten, als ihre elastische Umhüllung, überall von gleicher Stärke und homogener Natur, von allen Seiten unter gleichem Drucke steht. Das letztere ist in der Bauchhöhle, wie wir gesehen haben, in Folge der stetigen Ausgleichung der Druckschwankungen durch die Bauchwand ja stets der Fall. Auch die Anordnung der Blasenmusculatur ist eine solche, dass ihre Contraction so ziemlich von allen Seiten gleichmässig auf den flüssigen Inhalt wirken muss. Dies scheint zwar auf den ersten Blick nicht zuzutreffen, wenn wir sehen, dass einer einzigen mittleren Grundfaserschicht (M. sphincter vesicae) mit zum grössten Theile unregelmässig verlaufenden und unter einander verfilzten Fasern eine äussere (M. detrusor urinae) und eine innere Längsfaserschicht entgegen stehen. Aber gerade diese Anordnung spricht von vorneherein dafür, dass eine Blase niemals „tellerförmig“ sein kann, so lange diese starke Längsfasermusculatur nicht völlig gelähmt und der Aussendruck ein gleichmässiger ist. Nun bildet allerdings die Form der Blase niemals eine reine Kugel, da sie, durch Ansammlung von Flüssigkeit im untersten Theile des Urachus hervorgegangen, in dem rudimentären Ueberreste des letzteren — dem Lig. vesicale medium — einen Zügel behält, der die Kugelform oben ausbuchtet und in eine Eiform umgestaltet, indem der Blasenscheitel durch dieses Band beständig gegen den Nabel hin aus-

gezogen wird. Nun sind die vordere untere Blasenwand, der Blasengrund und das hintere Dritttheil der oberen Wand der Harnblase mit dem umgebenden, zum Theil völlig unnachgiebigen Gewebe, Symphysenebene, Vagina und Cervix so eng verbunden, dass bei Vergrösserung des Blasenvolumens ein Nachgeben nach diesen Seiten nur in geringerem Maasse möglich ist. In weit höherem Maasse ist dies möglich noch oben vorne, d. h. nach der Seite der freien Bauchhöhle zu, wo die Blase nur von dem nachgiebigen Peritonaeum bedeckt ist, auf welchem die äusserst leicht verschiebbaren Darmschlingen lagern. Jede Verstärkung des inneren Blasendruckes muss sich daher hauptsächlich an dieser Partie der Blasenwand manifestiren, indem sie dieselbe am meisten vorwölbt. Die Eiform der Blase geht in das Oval über. Bei noch stärkerer Vermehrung des Innendruckes kann sich gerade diese obere Partie der Blasenwand allein ausdehnen und aus der ovalären Gestalt des Organs entsteht die umgekehrte Eiform, allerdings mit gebrochener Axe (vgl. Figg. 3, 4, 5, Taf. XIV).

Man hat bis jetzt angenommen, dass bei dieser maximalen Füllung der Harnblase der Ausdehnung und Entwickelung ihrer hinteren Wand nichts im Wege stehe, dass diese vielmehr alle Organe und so namentlich auch den Uterus ohne Weiteres vor sich herdränge. Doch haben wir oben schon mehrmals darauf hingewiesen, wie sehr die directen Beziehungen der einzelnen Innenorgane zu einander abgeschwächt werden dadurch, dass alle unter dem ausgleichenden Druck der Bauchwand stehen. Da nun aber ein jedes grössere Organ seine eigene selbständige Statik besitzt, die von den verschiedensten physikalischen Momenten abhängig ist, wie von Cohäsion des Inhaltes, Fixation und Anheftungspunkten der Nachbarorgane, Elasticität der Wandung u. s. w., so dürfen wir nicht mehr, wie bereits im Vorbeigehen erwähnt, von reinen Druckausgleichungen unter den Organen sprechen, sondern müssen dafür den Begriff Spannungsausgleich substituiren. Denn wir haben es keineswegs nur mit Dislocation der Organe, sondern ebenso mit Deformation und Dehnung derselben zu thun. Die Sache wird uns mit einem Male klar, sobald wir uns nur über die statischen Verhältnisse des Gebärorgans orientirt haben werden.

Genetischer Weise bildet der Uterus mit den übrigen Geburtsorganen bekanntermaassen einen Bestandtheil des Urogenitaltractus und auch im puerilen Zustande kann er immer noch wohl als ein Adnex der Harnblase betrachtet werden, welcher er aufsitzt wie der Embryo dem Dottersack. Anders gestalten sich die Verhältnisse nach der Pubertät. Die festen Verbindungen zwischen Cervix und hinterer Blasenwand bleiben bestehen, der Fundus uteri aber wird länger, dicker und fester und ist nicht mehr gewillt auch statisch eine so passive und untergeordnete Rolle zu spielen. Bevor

wir jedoch die Statik des Gebärorganes betrachten können, ist es nothwendig uns zunächst über seine Anatomie klar zu werden.

Ueber die Gestalt des Uterus selbst können kaum divergirende Ansichten aufkommen. Er ist in seiner Totalität ein homogener, derb elastischer Körper, der unter normalen Umständen sein Volumen nur wenig ändert. Nach hinten unten in convexem Bogen verlaufend ist seine Gestalt meist eine ziemlich stark gekrümmte und der verdickte Fundus biegt sich physiologischer Weise im Gebärmutterhals nach unten ab. Soweit sind ja die Verhältnisse alle klar und unbestritten. Auch ist die Art und Weise der Anheftung der Stützpunkte als solche völlig klar, indem auf dem Medianschnitt gesehen nur zwischen hinterer Blasenwand und Cervix engere Verbindungen bestehen, während der ganze Fundus und die Hinterfläche des Gebärorganes nach der Excavatio rectouterina hin von Verwachsungen frei ist. Unten am Cervix ist als schlaffer, unselbständiger Schlauch die Schleimhaut der Scheide befestigt. Seitlich gehen vom Fundus uteri die beiden Ligg. rotunda ab, die zuerst mit leichter Concavität nach oben sich an die seitliche Beckenwand anlehnen und an dieser hinauf sich nach dem Inguinalcanal hinziehen, um sich hier in der Bauchwand zu inseriren.

Was nun die Bedeutung, Wirkung und Kraft dieses Bandapparates anbetrifft, gehen die Ansichten schon mehr auseinander; doch liegen auch hier die complicirteren Verhältnisse klar, sobald wir nur stets an unseren statischen Fundamentalsätzen festhalten. Das Lig. rotundum ist nämlich am besten mit einer wenig angespannten Schnur zu vergleichen, die, beiderseits in der vorderen Bauchwand befestigt, auf ihrer Mitte den Uterus trägt. Dieser reitet also auf dem locker gespannten und wenig elastischen Lig. rotundum wie etwa die hölzerne Waschklammer auf dem Waschseil; über beide, Schnur und Klammer, werfen wir ein seiner Länge nach doppelt gefaltetes Tuch, das Peritonaeum, und der Vergleich ist fertig. Das Einzige was an diesem Vergleiche hinkt, ist der Umstand, dass der Uterus kein starrer, sondern ein derb elastischer Körper ist, der sich nach allen Richtungen mehr oder weniger leicht abbiegen lässt.

An ihrem Aufhängeseil, dem Lig. rotundum, kann nun die Gebärmutter hin und herbewegt werden, so weit es die Länge und Elasticität desselben erlaubt. Diese Mobilität ist jedoch, wie schon Eingangs erwähnt, vielfach überschätzt worden. Alle Darstellungen über Topographie der Beckenorgane bei stark ausgedehnter Blase, die mir bis dahin zu Gesichte gekommen,[1] verlegen den Uterus vollständig nach hinten

---

[1] Vergl. z. B. Zuckerkandl, *Real-Encyklopädie der gesammt. Heilkunde* III. S. 339, sowie Klinische Vorträge von R. Volkmann. *Gynaekologie.* Bd. V. —

in die Beckenhöhle, so dass er dem Rectum seiner ganzen Länge nach vollkommen anliegt. Schultze schreibt dann:[1] „Aus der stark rückwärts gedrängten Stellung tritt bei Entleerung der Blase in der gesunden lebenden Frau der Uterus zurück in die Stellung, die er normaler Weise bei leerer Blase und leerem Mastdarm einnimmt. Auch ohne die Mitwirkung der Bauchpresse, wenn wir mit dem Katheter die Blase entleeren, tritt er zurück in jene Stellung, auch in der Rückenlage, also gegen die Wirkung seines eigenen Gewichtes durch die Wirkung seiner musculösen und elastischen Befestigungen." Auch an anderer Stelle schreibt Schultze[2] die physiologische Anteversio-Flexionsstellung des Uterus bei leerer Blase im Wesentlichen der bestehenden Muskelaction zu, die im Tode aufhört. — Zuckerkandl[3] schreibt: „Die stark ausgedehnte Blase verdrängt die Darmschlingen, sowie die nachbarlichen Beckenorgane und nimmt nun den gesammten freigebliebenen Beckenraum ein. Der Uterus wird sammt dem Ligamentum latum an die hintere Beckenwand angelegt, das Rectum comprimirt und an das Kreuzbein gedrückt; die Scheide und der Beckenboden senken sich, erstere vertieft sich muldenartig zur Aufnahme des ausgedehnten Fundus. Die Excavatio utero-rectalis ist leer und in einen schmalen Spalt umgewandelt."

So weit könnten die Excursionen des Gebärorganes nur dann gehen, wenn das Aufhängeband desselben, das Lig. rotundum von äusserster Elasticität wäre, oder selbst sehr kräftig wirkende musculäre oder andere contractile Elemente enthielte. Weder das eine noch das andere ist thatsächlich der Fall; auch müsste in diesem Falle der Uteruskörper stets vollständig der Contraction der Blase folgen, so lange diese noch in der Zugsrichtung der Ligg. rotunda, also zwischen Corpus uteri und innerem Leistenring sich befindet; bei noch stärkerer Contraction der Blasenwand würde dann der Uteruskörper selbst über den Blasenscheitel hinweg gänzlich an die vordere Bauchwand herangezogen. Von alledem ist thatsächlich nichts der Fall; der Uteruskörper beharrt mit geringen Schwankungen stets so ziemlich in der Mitte des kleinen Beckens und alle die Resultate, die ich durch rein mathematische Berechnung und Construction an diesem einzigen Becken herausgefunden, das habe ich nachträglich auch durch meine Versuche an der Leiche eines 15 jährigen Mädchens bestätigt gefunden. Man wird mir nun freilich einwenden: die Untersuchung an der Leiche ist nicht beweiskräftig, da durch Nachlassen des Muskeltonus der Uterus seine Lage verändert. Wenn dies

[1] S. B. Schultze, *Zur Therapie hartnäckiger Retroflexion d. Gebärmutter.* S. 191.
[2] A. a. O.
[3] A. a. O.

richtig wäre, so hätte das Resultat sich nur zu Gunsten Schultze's verändern können, indem sich der Uterus in Folge seiner Schwere bei Rückenlage der Leiche gegen das Kreuzbein hin gesenkt hätte. B. S. Schultze[1] selbst schreibt nämlich: „Die Muskelaction hört natürlich im Tode auf und in der auf dem Rücken liegenden Leiche senkt sich nach und nach der specifisch schwerere Uterus mit Verdrängung der lufthaltigen Darmschlingen gegen die hintere Wand des Beckens." — Ich will diesen Satz hier nicht weiter auf seine Richtigkeit prüfen, obschon Verschiedenes dagegen spricht.

Unsere Untersuchung an der Leiche, 17 Stunden post mortem, ergab folgenden Befund (vergl. Fig. 5, Taf. XIV): Jugendliche, gut erhaltene Leiche. Vor Eröffnung der Bauchhöhle wird die Blase per urethr. ad maximum mit Wasser gefüllt. Stärkste Vorwölbung der Bauchdecken 5 bis 6 ^{cm} unter dem Nabel. Vorwölbung des Dammes in der Gegend der Rima genitalis deutlich. Bei Eröffnung der Bauchhöhle steht der Vertex vesicae 2 ^{cm} unter dem Nabel, der Bauchwand eng anliegend. Auf der ganzen Vorderfläche ist die Blase der Bauchwand adhärent in Form eines Dreiecks, dessen zwei obere Seiten vom Vertex seitlich nach unten 1 ^{cm} unter dem Proc. spinae anter. sup. verlaufen. Hinten liegt die Blasenwand an der Vorderfläche des fünften Lendenwirbelkörpers auf. Links seitlich vom Promontorium geht eine Dünndarmschlinge neben der Blase ins kleine Becken hinab und liegt zwischen Uterus und Mastdarm in der Excavatio recto-uterina, der Fundus uteri ist fühlbar 5 bis $5^1/_2$ ^{cm} unterhalb des Promontoriums von dem Rectum durch die erwähnte Dünndarmschlinge und die nach der Medianlinie zu gedrängte Flexura sigmoid. getrennt. In der Gegend des Corpus uteri ist die hintere Blasenwand stark eingebuchtet und ebenso die Seite durch das gespannte Lig. rotund. zusammengeschnürt. Nach Entleeren der Blase durch Ablassen der Flüssigkeit durch den Katheter, behält der noch etwas infantile Uterus seine Stellung nahezu unverändert bei; die Entfernung vom Promontorium beträgt jetzt genau gemessen 5 ^{cm}, diejenige vom oberen Symphysenrand 7 ^{cm}. Bei nochmaliger maximaler Füllung der Harnblase beträgt die Distanz vom Fundus uteri bis zum Blasenscheitel über die hintere halbkugelförmig vorgewölbte Blasenwand gemessen 18 ^{cm}. Ansatz der Plica utero-vesical. 12 ^{cm} unterhalb des Vertex vesicae.

Nach dieser Excursion in die Litteratur und ins Sectionszimmer kehren wir wieder zu unseren theoretischen Erörterungen zurück.

Wir sind bei der Mechanik der normalen Gebärmutter und zwar bei dem etwas realistischen Vergleich mit der Waschklammer stehen geblieben

[1] A. a. O.

und wir fragen uns weiter: Wie wirkt nun dieser Bandapparat des Gebärorgans? Vor Allem ist hieraus nun folgendes ersichtlich:

1. Der Uterus wird dadurch, dass sein Aufhängepunkt an seinem oberen Ende liegt, im labilen Gleichgewicht gehalten.

2. Dieser Aufhängepunkt im Ansatz des Lig. rot. wird bei jeder Bewegung zum mechanischen Drehpunkt des Gebärorganes Der Uterus ist also ein **einarmiger** Hebel und nicht, wie bis dahin angenommen worden, ein zweiarmiger. (Siehe oben S. 325 Fritsch.)

3. Der Angriffspunkt der Last dieses einarmigen Hebels liegt am unteren Theil des Cervix, da wo derselbe durch straffes Bindegewebe mit der hinteren Blasenwand verwachsen ist. Die wirkende Last ist der positive oder negative Druck von Seite der Blase, je nach dem herrschenden Füllungsgrad derselben.

4. Wo der Hebelarm der Kraft seinen Angriffspunkt hat, werden wir in Bälde bestimmen können; unter allen Umständen muss er beim einarmigen Hebel zwischen Drehpunkt und Angriffspunkt der Last liegen. Beschäftigen wir uns nun zuerst mit der genaueren Fixirung des Drehpunktes des Uterus.

Ich habe bei der mathematischen Construction des Beckendurchschnittes nachgewiesen, dass die geometrischen und statischen Mittelpunkte desselben für alle Fälle auf dem Kreisbogen $O_1 \ldots . O_2$ liegen müssen und zwar jeweilig auf dem betreffenden Perpendikel seines Spannungsbogens. Ebenso habe ich wiederholt darauf hingewiesen, dass der Druck nach Ausgleichung der herrschenden Schwankungen bei jedem Innenorgan von allen Seiten der gleiche sein muss. Ich substituire nun hier der Einfachheit halber den Begriff der Beckenhöhle an Stelle der grösseren Bauchhöhle, wodurch die statischen Gesetze keineswegs verändert werden. Da wir es aber auch in dieser Beckenhöhle mit beständig wechselnden Druckverhältnissen zu thun haben, der grösste Theil der Beckenwand jedoch aus unelastischen Knochenpartien besteht, so besitzen wir im Beckenboden allein dasjenige Organ, welches durch die Modification seiner Spannung diese Schwankungen auszugleichen vermag und damit auch einen entscheidenden Einfluss auf die Lage der Innenorgane gewinnt.

Betrachten wir nun zuerst die Verhältnisse bei der geringeren Beckenbodenspannung h_1, so haben wir hierzu den geometrischen und statischen Mittelpunkt in O_1, d. h. auf dem Schnittpunkt des Perpendikels $P_1 7$ mit Kreisbogen $O_1 \ldots . O_2$; nach unserer Construction (Fig. 1, Taf. XIV) fällt dieser Punkt genau mit der Mitte des mittleren geraden Beckendurchmessers und mit der horizontalen Projectionslinie EE' des unteren Kreuzbeinendes zusammen. Der Drehpunkt eines einarmigen Hebels, wie ihn der Uterus darstellt, ist nun als solcher nur denkbar, wenn er statisch in

einem absoluten oder doch wenigstens relativen Fixpunkte ruht. Unter allen Umständen muss er aber für die angenommene Beckenbodenspannung h_1 auf dem Perpendikel P_1T liegen. Denn, würde er ausserhalb desselben gelegen sein, so müsste er offenbar bei dem Ausgleich der Druckschwankungen nach und nach unwillkürlich entweder nach diesem Perpendikel, oder aber an die Peripherie der Beckenwandung hingedrängt werden und dies zwar nicht in Folge „der Wirkung seiner musculösen und elastischen Befestigungen“ (B. S. Schultze), sondern aus rein statisch-mechanischen Gründen. Der einzige Punkt aber, wo er auch auf diesem Perpendikel zur Ruhe kommen kann, bleibt für den Aufhängepunkt des Uterus der statische und geometrische Mittelpunkt der Beckenbodenspannung h_1 in O_1. Dass der Fundus uteri bei stark contrahirter Blase so ziemlich in der Mitte des Beckens liegt, ist längst bekannt. Dass aber der Aufhängepnnkt des Uterus genau in dem geometrisch-statischen Beckencentrum liegen muss und aus welchem Grunde dies geschieht, lässt sich aus unseren Deductionen unschwer ableiten. — Wäre nun der Uterus ein starrer, gerader Hebel in labilem Gleichgewicht, also mit anderen Worten ein hängendes Pendel mit dem Aufhängepunkt in O_1, so müsste dieses Pendel bei genau gleichseitigem Druck unbedingt die Lage des Perpendikels O_1P_1 einnehmen und sein freies unteres Ende sähe nach der Mitte des Beckenbodens hin, das heisst sein statischer Gegenpunkt läge in S_1. Diese Verhältnisse bleiben sich treu auch beim elastischen Hebel; auch hier muss der statische Contrapunkt in S_1 liegen.

Wie lässt sich nun die Lage und Gestalt des freien Uterushebels berechnen? Diese Frage beantworten zu können, haben wir unsere Blicke zunächst wieder zu demjenigen Organ zurückzulenken, welches auf die Gestalt und Lage des einarmigen Uterushebels durch seine Einwirkung im Angriffspunkt der Last den einzigen directen Einfluss ausübt, ich meine die Harnblase. Bei der geringen Beckenbodenspannung h_1 ist ihre Gestalt stets kugel- bezw. eiförmig. Nach unten sind, für die angenommene Spannung h_1, ihre Grenzen normirt durch die obere Symphysenebene und den Beckenboden XS_1H_1, während nach oben zu in O_1 der statische Drehpunkt des Uterushebels liegt, mit dem sich die Blase bei ihrer Vergrösserung abzufinden hat, der jedoch nicht aus der Lage weicht, so lange die Spannung h_1 andauert. Erst bei Vergrösserung des allgemeinen Abdominaldruckes und Auswärtstreten der Steissbeinspitze verschiebt sich auch der Aufhängepunkt des Uterus auf dem Kreisbogen $O_1 \dots O_2$ nach oben und giebt der Blase bis zum statischen Punkte O_2 Raum. Dieser letztere Punkt jedoch wird von Seite des Uterusansatzes auch bei der maximalsten Spannung h_3 nicht mehr überschritten. Unter keinen Umständen kann sich also hier die Blase weiter vorwölben;

sie kann dies nur nach oben auf Kosten der leichter beweglichen Dünndarmschlingen vollführen. Bei den stärkeren Spannungen h_2 und h_3 wird die Gestalt des Uteruskörpers selbst so verändert, dass sein Aufhängeband nicht mehr seitlich von seiner Mitte, also auf der Uterusaxe liegt, sondern nach unten und vorn zu verschoben wird, entsprechend der Elasticität des Uteruskörpers. (Taf. XIV Fig. 3, 4, 5.)

Da nun die Harnblase schon ihrer topographischen Lage nach eingekeilt ist zwischen die Fixpunkte X, S_1 bezw. S_2 und O_1 bezw. O_2 und andererseits seine Spannung überhaupt mit der Beckenbodenspannung statisch in engster Beziehung steht, so ist es selbstverständlich, dass auch das Blasencentrum, das heisst in erster Linie das Centrum der typischen Kugelform derselben mit dem jeweiligen Spannungsbogen, bezw. seiner Sehne und des zugehörigen Perpendikels in engerer Correlation stehe. Das Hauptblasencentrum für die obere Grenze der Spannung h_1 liegt da, wo sich die beiden Senkrechten schneiden, welche auf der Mitte der statischen Linien $S_1 O_1$ und $S_2 O_2$ errichtet sind, also im Punkte U. Nebenbei gesagt, trifft die eine dieser Senkrechten in ihrer Verlängerung die Mitte der inneren Symphysenebene, während die andere nach der Mitte der äusseren Symphysenwand hinzielt. Der Punkt U spielt in der Construction des Blasendurchschnittes während den verschiedenen Phasen der Füllung die hervorragendste Rolle, indem die Axen und Nebenaxen für das Oval und die verkehrte Eiform der stärkeren Füllungsgrade der Blase alle mit diesem Punkte U in Correlation stehen. Sämmtliche Constructionen hier in Worten wiederzugeben, hätte keinen Sinn und dafür mögen die Figg. 3, 4 und 5, Taf. XIV erklärend in die Lücke treten. Diese Constructionen sind auch nicht in rein mathematischen Figuren wiederzugeben und müssen zum Theil durch die Empirie gefunden werden. Soviel ist jedoch sicher, dass sie mit den an der Leiche gemachten Beobachtungen in vollstem Einklange stehen.

Es erübrigt uns nun noch, die Untersuchungen über die Statik des wichtigsten Beckenorganes, der Gebärmutter, zu Ende zu führen. Das ist nun für uns ein Leichtes geworden. Die Lage des Uteruskörpers ist durch die Fixirung seines Drehpunktes für jede Abdominalspannung gegeben. Der Cervix ist durch straffe Verbindungen mit der hinteren Blasenwand enge verknüpft. Wo diese letztere hingeht, da muss auch er hin und dadurch wird die Gestalt des Gebärorganes bestimmt. Nun wird aber die Peripherie der hinteren Blasenwand von dem mathematischen Blasenmittelpunkt U aus beschrieben und andererseits haben wir bereits oben als Contrapunkt des Uterusdrehpunktes den jeweiligen Mittelpunkt des Spannungsbogens $S_1 \dots S_2$ bezeichnet. Da nun aber die Entfernung $UO_1 =$ derjenigen von US_1 ist, so kann ich mit aller Bestimmtheit sagen:

Sobald ich von U einen Kreisbogen beschreibe durch die Punkte O_1 und

S_1 bezw. O_2 und S_2, so liegt unter Berücksichtigung der jeweiligen Abdominalspannung die Axe des Uterus auf diesem Bogen. Selbstverständlich kann auch von jedem einzelnen Punkte der durch U gehenden Senkrechten je ein solcher Kreisbogen gezogen werden; die wichtigsten jedoch sind ohne Zweifel diejenigen, deren Centrum mit dem statisch wichtigen Blasencentrum U zusammenfallen. Ich fasse alle diese Kreise unter dem Namen Uteruskrümmungsbogen oder Spannungsbogen des Uterus zusammen. Der letztere Name wäre wohl der treffendere, indem dadurch angedeutet wird, dass dem so abgebogenen Gebärorgan eine gewisse Spannkraft, wie in einer mechanischen Feder innewohnt. Diese kommt dadurch zu Stande, dass der elastische Uterus in Folge des allgemeinen Abdominaldruckes und durch die Elasticität des Beckenbodens zwischen diesem und seinem eigenen Fixpunkt um die hintere Blasenwand abgebogen und wie eine Uhrfeder zwischen zwei Punkten gespannt wird. Sobald der Druck aufhört überall ein gleicher zu sein, was insbesondere bei Defecten des Beckenbodens (Dammrissen) der Fall ist, dann geht auch diese Spannkraft des Uterus verloren; derselbe stellt sich gerade, ohne jedoch vorerst seinen Fixationspunkt zu verlieren. Ueber die mechanischen Vorgänge bei Prolaps vergleiche meine Arbeit im Correspondenzblatt für Schweizer Aerzte 1896, Nr. 13; 14.

Die in den Drehpunken O_1 und O_2 auf die Spannungsaxen TS_1 und TS_2 errichteten senkrechten Lothe werden zum graphischen Zeichen für den Aufhängeapparat des Uterus. Diese auf die Spannungsaxen errichteten Senkrechten schneiden sich im innern Inguinalring (Fig. 1 Taf. XIVμ); ihre Fortsetzung durch die Dicke der Bauchwand entspricht der Faserausbreitung des lig. rotendum. Die Linie $O_2\mu$ ist die Projection der letzteren bei starkem und maximalem Abdominaldruck, der nicht durch intrauterine Gravidität hervorgerufen ist.

Ich bin aber schon Eingangs dieser Studie von der Ansicht ausgegangen, dass man aus der Gestalt des weiblichen Beckens auf die Lage seiner Innenorgane rückschliessen dürfe. Nun sind wir umgekehrt mit der Statik der Beckenorgane beinahe zu Ende gekommen, ohne dass es uns bis jetzt gelungen wäre die hintere Beckenwand, das heisst die vordere Wölbung des Kreuzbeines, genauer zu bestimmen. Dieselbe bildet sich bekanntlich erst in der Pubertätszeit durch die Entwickelung des inneren weiblichen Genitalapparates aus. Da dieser jedoch, wie ich eben erst gezeigt habe, statisch im innigsten Zusammenhange mit der Blase steht, so ist es begreiflich, dass nicht der Uterus als solcher allein, sondern nur in Verbindung mit dem statischen Blasencentrum im Stande ist an dem relativ wenig elastischen Knochengewebe des Kreuzbeines eine so hervorragende

---

[1] Zuckerkandl, Blase. *Real-Encyclopädie* III. S. 340.

mechanische Wirkung auszuüben. Dies ist um so leichter zu erklären, wenn man bedenkt, dass[1] „die Blase des Neugeborenen spindelförmig ist und ihr Fundus noch nicht ausgebildet. Wegen der Beckenenge lagert sie selbst im leeren Zustande gleich dem Uterus fast ihrer ganzen Ausdehnung nach über der Symphyse. Die Harnröhre verläuft aus dem gleichen Grunde nicht im Bogen, sondern in der senkrechten Verlängerung des Blasenlumens. Nach Takahasi soll dies Verhalten noch längere Zeit bestehen; bei einem $2^1/_2$ Jahre alten Kinde liegt der Scheitel der leeren Blase 21 mm oberhalb der Schoossfuge".

An der hinteren Beckenwand haben wir bis jetzt nur drei Punkte gefunden, nämlich das Promontorium C und den unteren Rand des Kreuzbeines E durch Projection, den Punkt F aber durch Construction. Durch diesen Punkt F (oberer Rand des dritten Kreuzbeinwirbels) wird, wie bereits erwähnt, die ganze Kreuzbeinfläche in zwei Theile zerlegt, in eine flachere obere und eine stärker gewölbte, hintere untere. Ich errichte auf die geraden Verbindungslinien CF und EF Perpendikel nach der Beckenhöhle zu. Dieselben treffen sich auf dem Uteruskrümmungsbogen I. Dieser Schnittpunkt auf dem Bogen $O_1 S_1$ wird nun zum Mittelpunkte für den oberen flachen Wölbungsabschnitt CF vom Promontorium bis zum dritten Kreuzbeinwirbel, während der untere Abschnitt des Os sacrum auf dem Mittelpunkt für den zweiten Uterusspannungsbogen liegt, da, wo derselbe von dem Perpendikel seiner Sehne durchschnitten wird. Der obere Abschnitt entspricht also mehr der schwächeren Abdominalspannung, der untere dagegen der maximalen. Nachdem wir von den beiden Uterusbogen aus mit dem Cirkel die Wölbung des Os sacrum beschrieben, sind wir auch mit der mathematischen Construction des Beckenmedianschnittes zu Ende gelangt und wir resumiren: Die Auswölbung des Kreuzbeines wird durch die Spannung des ausgewachsenen Gebärorganes hervorgerufen; diese letztere selbst jedoch ist zum grossen Theile abhängig von der Spannung der Blase einerseits (Gestalt des Uterus), und der Spannung des Beckenbodens andererseits (Lage des Uterus). Es participiren also nach unseren Untersuchungen sämmtliche drei Hauptpunkte der Beckenorgane U, O_1 und O_2 ungefähr in gleicher Weise an der Ausbildung der Hinterwand des weiblichen Beckens, wie dies nach den Gesetzen des physikalischen Ausgleiches aller Intraabdominalschwankungen nicht anders zu erwarten stand.

Noch eine Antwort sind wir im Verlaufe unserer Betrachtungen schuldig geblieben, die Antwort auf die Frage: Wo liegt der Angriffspunkt der Kraft des einarmigen Uterushebels? Ein einziger Blick auf unsere Zeichnung (Fig. 3, Taf. XIV) genügt, um zu zeigen, dass derselbe in dem Punkte liegt, wo sich der Cervix von dem Uteruskörper ab-

biegt. Es ist dies derjenige Punkt, der statisch von der starren hinteren Beckenwand getragen wird, indem er von allen Punkten derselben den gleichen Abstand von 6·8 cm besitzt. Ein Perpendikel im Punkte *F* auf die Tangente der Kreisbogen *CF* und *EF* errichtet, trifft den Schnittpunkt der beiden Perpendikel dieser Kreisbogen mit dem ersten Uterusbogen; seine Verlängerung aber muss den Abknickungswinkel des physiologisch anteflectirten Uterus schneiden. — So fallen mit einem Male all die complicirten Erklärungen weg, die bis dahin für die Bewegungen des Gebärorganes nothwendig wurden und dennoch kein deutliches und getreues Bild für dieselben zu liefern vermochten. Nur als Theil des Ganzen lässt sich ein Organ in seiner Statik richtig beurtheilen, nur in seiner Rückwirkung auf das Ganze der Druck und die Kraft bemessen, die jedem einzelnen Organe inne wohnt.

Zur Entwickelung des Urogenitalsystems beim Menschen.[1]

Von

W. Nagel
in Berlin.

Soeben bekomme ich die Arbeit Keibel's[2] zu Gesicht und sehe daraus, dass der Autor (S. 97 und 138) aus einer meiner älteren vorläufigen Mittheilungen eine längst von mir selbst richtig gestellte und folglich erledigte Anschauung hervorgehoben hat und darauf hin gegen mich polemisirt. Dabei übergeht er meine verschiedenen ausführlichen Abhandlungen,[3] in welchen meine Ansicht über die Entwickelung von Tube, Uterus und Vagina aus den Müller'schen Gängen klar zu Tage tritt, mit Stillschweigen. Gegen eine derartige Behandlung möchte ich Verwahrung einlegen.

Keibel hat ganz Recht meinen Rathschlag zu wiederholen (S. 112) „jedenfalls ist in entwickelungsgeschichtlichen Fragen eine eingehende Berücksichtigung der Fachlitteratur für einen gedeihlichen Fortschritt dieser Wissenschaft unumgänglich nothwendig". Befolgen thut Keibel aber meinem Rath darum nicht und erweckt damit bei denjenigen Lesern, welche aus Mangel an Zeit sich mit der Litteratur der Entwickelung des Genitalapparates beim Menschen nicht haben hinreichend bekannt machen können, den Schein, als enthielte seine Arbeit lauter neue Entdeckungen, während sie, was das Verhalten des Canalis urogenitalis, der Wolff'schen,

---

[1] Mit Berücksichtigung der Arbeit von Prof. F. Keibel: Zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates. *Dies Archiv.* 1896. S. 55.

[2] F. Keibel, *Dies Archiv.* 1896. S. 55.

[3] *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XXXIV, XXXVII, XL.

der Müller'schen Gänge und der Ureteren zu einander betrifft, im wesentlichen doch nur die Thatsachen bestätigt, welche theils in Abhandlungen von Dohrn, van Ackeren, Bierfreund, His u. A., theils auch in meinen verschiedenen Aufsätzen bereits ausführlich an menschlichen Embryonen beschrieben worden sind. In diesem Umstande, dass er mit vielen seiner Befunde und werthvollen Reconstructionen bereits erhärtete Thatsachen insbesondere für menschliche Embryonen bestätigt, sehe ich indessen keineswegs eine Verringerung des Werthes seiner Abhandlung.

Keibel sagt S. 129, dass er sich nicht hat überzeugen können, dass meine Beschreibung der Cloakengrube den Thatsachen entspreche. Ich hätte wohl eine nähere Angabe erwarten dürfen, was er daran fehlerhaft findet, denn es will mir scheinen, dass z. B. das in seiner Fig. 6, Taf. III mit *Cl* bezeichnete Gebilde, welches von der Spitze des Geschlechtshöckers bis zum hinteren Rande der Darmöffnung reicht und in welcher zwei Canäle einmünden, vorn der Sinus urogenitalis mit den hoch oben belegenen Mündungen der Wolff'schen Gänge, hinten der Darm, demjenigen entspricht, welches ich als Cloakengrube in Wort und Bild geschildert habe.[1]

Meine Beschreibung[2] lautet: Bei Embryonen von 11 bis 13 ^{mm} Länge sieht man bei Betrachtung des Schwanzendes durch die Loupe zunächst eine längsovale Grube, welche etwa von der Basis des Steisshöckers bis zur Spitze des Geschlechtshöckers sich erstreckt und deren Ränder verdickt sind. Sagittale Längsschnitte durch Embryonen der erwähnten Grösse zeigen in klarer Weise, dass wir eine einzige Grube vor uns haben, welche etwa in der Mitte am tiefsten ist und allmählich flacher und enger werdend, bis zur Spitze des Geschlechtshöckers reicht. In diese Grube münden hinten der Darm, vor diesem der Sinus urogenitalis oder Canalis urogenitalis, wie Rathke ihn besser benennt. Zwischen beiden Canälen befindet sich ein etwa 0·3 ^{mm} dickes Septum. Die Einmündung der Wolff'schen Gänge in den Canalis urogenitalis liegt so hoch oben, dass sie bei Beschreibung der Grube gar nicht in Betracht kommt. Dasselbe ist der Fall auch dann, wenn die Müller'schen Gänge den Wolff'schen entlang so weit herabgewachsen sind, dass sie den Canalis urogenitalis erreicht haben (bei Embryonen von 25 ^{mm} Länge) und also jetzt einen Geschlechtsstrang im Sinne

[1] Ueber die Entwickelung der Urethra und des Darmes beim Menschen. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XL. — *Anatomie der weiblichen Geschlechtsorgane.* Jena 1896. S. 22.

[2] *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XL. S. 266 u. ff. Keibel citirt nur ein sehr zusammengezogenes Referat im *Archiv für Gynäkologie.*

von Thiersch bilden, denn auch jetzt liegt die hügelförmige Einmündung des Geschlechtsstranges so hoch oben an der hinteren Wand des Canalis urogenitalis, dass weder die Müller'schen noch die Wolff'schen Gänge irgend einen Antheil an der Bildung der erwähnten Grube (Cloake) haben. Es münden also auf dieser Entwickelungsstufe nur zwei Canäle (der Darm und der Canalis urogenitalis) in die Grube ein, welche, wenn man die Verhältnisse beim Erwachsenen zum Vergleich heranzieht, von dem hinteren Rande des Anus bis zum vorderen Rande der Urethralmündung (bezw. bis zum Frenulum clitoridis) reichen würde. Die Grube verhält sich vollkommen gleich bei beiden Geschlechtern, wie ich bei einer Reihe Embryonen von 11 bis 26 ^{mm} festgestellt habe. Alsbald verkleben die epithelialen Wände ihres vorderen, im Bereiche des Geschlechtshöckers liegenden Theiles; gleichzeitig wächst der ganze Geschlechtshöcker in die Länge. In der ganzen Ausdehnung der verklebten Stelle bemerkt man äusserlich einen länglichen schmalen Wulst, welcher in der Regel an der Spitze des Geschlechtshöcker mit einem Epithelhörnchen endet (Tourneux).

An dieser Schilderung halte ich noch immer, als den Thatsachen entsprechend, fest; nur bin ich bereit, angeregt durch die Arbeit G. Borns,[1] den vorderen, innerhalb der Spitze des Geschlechtshöckers belegenen Theil der Grube, welchen ich „Epithelfurche" genannt habe, künftighin als Epithelplatte (Tourneux) oder ektodermale Cloakenplatte (Born) zu bezeichnen und gebe damit die Möglichkeit zu, dass dieselbe vielleicht als Rest der Cloakenplatte aufzufassen ist, obwohl das Verhalten der letzteren beim Menschen noch nicht als genügend aufgeklärt erscheint.

Die Darstellung Borns[2] von der Cloakenplatte finde ich übrigens am klarsten: „Wenn man von der Entstehung absieht, kann man auch sagen: von der Oberfläche des caudalen Abhanges des Cloakenhöckers (= Geschlechtshöckers), zieht eine ektodermale Platte in die Tiefe bis zur ventralen Wand der entodermalen Cloake. Da nach der von mir angenommenen Entstehungsweise diese Platte durch Verwachsung zweier Ektodermflächen entsteht, kann man mit einiger Berechtigung die Verhältnisse auch so auffassen, dass man annimmt, es zöge von der Oberfläche des Cloakenhöckers eine (freilich verlegte) ektodermal ausgekleidete Spalte bis zur ventralen Wand der entodermalen Cloake. Aus dieser virtuellen Spalte entsteht, wie wir sehen werden, ein guter Theil des Sinus urogenitalis und der Endtheil des Mastdarmes. Man nähert sich damit der alten Anschauung nach der der Endtheil des Mastdarmes (wie die Mundhöhle) durch eine Einsenkung des Ektoderms gebildet werden

[1] *Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte.* Bd. III.

[2] A. a. O. S. 497.

sollte, nur bleiben folgende Unterschiede gegenüber der älteren Anschauung bestehen: 1. Die Einsenkung entsteht (wie übrigens auch beim Munde) erst durch Erhebung der sie begrenzenden Ränder; 2. die Einsenkung ist immer epithelial verschlossen; 3. — und dies ist der wichtigste Unterschied — der Grund der Einsenkung ist niemals durch Mesoderm von der entodermalen Cloake abgetrennt."

Wenn ich Born recht verstehe, so würde man also, nach Bildung der Cloake, die Verhältnisse so auffassen dürfen: Anfänglich sind an der Oeffnung der Cloake die Seitenwände derselben miteinander verklebt in ganz ähnlicher Weise, wie z. B. die Wände der Vagina, die Augenlider, das Praeputium und Glans anfangs verklebt sind. Auf Frontal- oder Querschnitten zeigt sich die verklebte Stelle als eine hohe und schmale Epithelplatte (Cloakenplatte, Cloakenmembran) welche zwischen den Wänden der Cloake liegt.

Wenn Keibel nicht an allen seinen Embryonen von 11 ^{mm} aufwärts meine Schilderung der Cloakengrube den Thatsachen entsprechend fand, so mag er getrost seinen Embryonen die Schuld geben. Durch die Erfahrung belehrt, stehe ich schon seit einigen Jahren auf dem Standpunkte, dass ich von vornherein auf die Bearbeitung von menschlichen Embryonen von 8 ^{mm} Länge („die längste durch den Körper führbare Gerade", His) bis zu einer Rumpflänge von 3 bis 4 ^{cm}, verzichte, welche nicht die von mir geschilderten Verhältnisse der Cloakengrube[1] in ganz klarer Weise, ohne vorzeitige Brücken- und Knotenbildung an und in der Umgebung der Cloake, erkennen lassen, und bei welchen die Dammbildung nicht in der von mir geschilderten Weise, von aussen sichtbar, vor sich geht. Ferner verlange ich, um den Embryo für wissenschaftlich verwerthbar zu erklären — ganz abgesehen von den Verhältnissen, unter welchen er geboren, und seinem sonstigen Aussehen[2] —, dass der Canalis urogenitalis bei Embryonen von mindestens 8 ^{mm} Länge offen in die Cloakengrube nach aussen münde und die Cloakenplatte bis auf die in der Spitze des Geschlechtshöckers vorhandene Epithelplatte verschwunden sei. Um diese Zeit besitzt nämlich der menschliche Embryo einen wohl ausgebildeten Wolff'schen Körper mit verhältnissmässig zahlreichen Malpighi'schen Körperchen, welches auf einen regen Stoffwechsel des Embryos mit Recht schliessen lässt. Da aber der Allantoisgang innerhalb des Bauchstieles um diese Zeit bereits obliterirt ist, so kann man mit Recht fragen, wo denn das von der Urniere gelieferte Secret bleiben sollte, falls die Cloakenplatte noch unverzehrt vorhanden wäre.

---

[1] *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XL. Taf. XIV. Figg. 1, 4 und ff.
[2] Vgl. *ebenda.* Bd. XXXV. S. 107.

Unter dem mir als Assistent einer Berliner Universitätsklinik reichlich zufliessenden Material bleibt mir nur eine verhältnissmässig sehr geringe Anzahl menschlicher Embryonen jüngeren Alters übrig, die meinen Ansprüchen genügen. Der Unerfahrene, um mich der Sprache Keibel's (S. 97) zu bedienen, welcher jeden mühsam erlangten Embryo als werthvolles Object betrachtet und als solches bearbeitet, wird freilich oft Befunde ermitteln, die vielleicht als Grundlage einer Pathologie des embryonalen Sexualsystems aber nicht zu Veranschaulichung der normalen Entwickelung des menschlichen Urogenitalsystems dienen können.

Die Milchdrüse im Ruhezustande und während ihrer Thätigkeit.

Von

Stud. med. Josef Szabó.

(Mittheilung aus dem physiologischen Institut der Universität zu Budapest.)

(Hierzu Taf. XV.)

1. Geschichtliche Einleitung.

Von den, zum ersten Male durch Donné[1] bekannt gewordenen und mit dem Namen „Corps granuleux" als die unreife und minder gute Milch charakterisirenden, den Milchkügelchen ähnlichen Gebilden, sagt zu allererst Reinhardt,[2] dass sie abgestossene Epithelzellen wären.

Seiner Ansicht nach würden die Milchkügelchen nicht in den Zellen entstehen, da er während der Lactation weder mit Fett gefüllte Zellen, noch aber Colostrumkörperchen gesehen hat. Reinhardt war also der Meinung, dass die Milchsecretion von den Zellen unabhängig wäre, welcher Ansicht sich auch H. Mayer[3] anschloss. Bald jedoch sahen Nasse[4] und Henle[5] — welch letzterer zuerst die Benennung „Colostrumkörperchen" anwandte — und nach ihnen eine ganze Reihe anderer Forscher, so Lammerts v. Bueren,[6] Will,[7] Kölliker,[8] dass in den Drüsenalveolen

[1] Albert Donné, *Du lait en particulier celui des nourrices.* Paris 1837.

[2] *Archiv für pathologische Anatomie.* Bd. I. S. 52.

[3] *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Zürich.* Februar 1848. Nr. 18. S. 72.

[4] *Dies Archiv.* 1840. S. 264.

[5] Froriep's *Notizen.* 1839. Nr. 223. S. 30.

[6] *Nederl. Lancet.* 2. Sér. 4. Jaarg. S. 277. 5. Jaarg. S. 11.

[7] *Ueber die Milchabsonderung.*

[8] *Mikroskopische Anatomie.* 1854. Bd. II, 2. S. 476.

fetthaltige Zellen auftreten, welche theils als solche fortbestehen, theils aber vollständig zerfallen und Fetttröpfchen bilden, die, gleich den Milchkügelchen, in der noch unreifen Milch vorzufinden sind.

Nach Langer[1] sollen die Fettkügelchen aus dem Epithel der Drüsenalveolen entstehen; dies beweise das Erscheinen der runden, von Fett geschwollenen und mit einem Kern versehenen Zellen in der unreifen Milch (Colostrum). In den Zellen des Epithels seien auch Fettkügelchen sichtbar, welche das mit einem Kerne versehene Protoplasma im Halbkreise umgiebt; der Kern wäre der Alveolarwand, das Fett dem Inneren der Alveole zugewandt. Seiner Meinung nach wäre nur zweifelhaft, ob die Epithelzellen hierbei zu Grunde gehen, oder, indem sie das Fett abgeben, neuerdings Milch zu produciren fähig wären? Stricker[2] erklärt sich für die letztere Meinung. Kolesenikow[3] bemerkt unter der Epithelschicht hie und da eine, aus kleinen kugeligen zusammengepressten Zellen bestehende Schicht, welche mit den durch Heidenhain[4] in Bezug auf die submaxillaren Drüsen beschriebenen jungen Epithelzellen (Keimzellen) identisch wären. Winkler[5] hält es für wahrscheinlich, dass bei der Milchbildung die Einwanderung der lymphatischen Zellen eine gewisse Rolle spielt. Dieser Ansicht schloss sich Rauber[6] an, der die Colostrumkörperchen für weisse Blutkörperchen hält. Heidenhain[7] beschreibt in seinen ausführlichen Mittheilungen zwei sogenannte Grenzzustände der Drüsenzellen. Im ersten liegen — wenn der Schnitt das Drüsenbläschen in der Mitte trifft — die Zellen abgeplattet an der Membrana propria, und ein schmaler Protoplasmarand erscheint an der inneren Seite der Membrana propria; die Zellenkerne sind spindelförmig. Liegt aber die Alveolarwand in der Ebene des Schnittes, dann sind die Zellen polygonal und mit rundem Kerne versehen. Aus dem Vergleich beider Bilder sehen wir, dass diese Zellen polygonale Formen haben mit flachrunden Kernen. In den Zellen sind immer kleinere oder grössere Lacunen zu bemerken, die eingebettetem und während der Behandlung gelöstem Fette entsprechen.

In einer anderen Form, welche den höchsten Entwickelungsgrad bildet, sitzen die Zellen auf breiter Basis der Membrana propria auf, sind hoch,

[1] Die Milchdrüse in Stricker's *Gewebelehre.* 1871.
[2] *Sitzungsberichte der Wiener Akademie.* 1866. Bd. LIII, 2. S. 184.
[3] *Die Histologie der Milchdrüse der Kuh.* 1877.
[4] Stricker's *Gewebelehre.* Bd. I. S. 310.
[5] *Archiv für Gynaekologie.* 1877. Bd. XI. S. 297.
[6] *Ueber den Ursprung der Milch.* Leipzig 1879. S. 34.
[7] Hermann's *Handbuch der Physiologie.* Bd. V. 1. Theil. Physiologie der Absonderung und Aufsaugung. 7. Abschnitt: Milchabsonderung.

mit zwei bis drei Kernen versehen und enthalten in den dem Lumen zugewandten Zellentheilchen eingebettete Fetttröpfchen.

Nach Heidenhain wird während der Secretion der vordere Theil des Zellenleibes sammt dem darin enthaltenen Fett abgestossen, der zerfallende Theil der Zelle löst sich in der Milch und die Fetttröpfchen werden frei. Wenn in dem Vordertheile des Zellenleibes auch Kerne vorkommen, so werden dieselben ebenfalls frei; daher der Nucleingehalt der Milch. Coen[1] war der Erste, der dem Verhalten des Zellenkernes eine grössere Aufmerksamkeit widmete. Er sah zu allererst in den Drüsen karyokinetische Zellentheilung. Nach ihm soll das Epithel im Ruhezustande einschichtig sein, wogegen es während der Lactation mehrschichtig wird. Mitotische Kernformen seien in ruhenden Drüsen höchst selten, in schwangerem Zustande und während der Lactation aber sehr häufig zu sehen. Säfftingen[2] sah ebenfalls Zellentheilung und eine sternförmige Verdichtung der Zellensubstanz um den Kern. Nissen[3] sah keine Mitosis; nach Stöhr sollen Zellen der Drüsen während der Lactation ganz bestimmt nicht zu Grunde gehen.

In den Aufsätzen von Huss,[4] Rein,[5] Talma,[6] Ditrich Barforth[7] ist keine Erwähnung von directer Zellentheilung. In neuester Zeit schloss sich Coen auch Kadkin[8] an, der eine directe Zellentheilung während der zweiten Hälfte der Schwangerschaft, aber auch während der Lactation bemerkte.

2. Eigene Untersuchungen.

Meine Untersuchungsobjecte waren Drüsen von Meerschweinchen. Nach vielen Versuchen mit verschiedenen Untersuchungsmethoden, namentlich einer ganzen Reihe von Färbungsverfahren, habe ich mich für folgendes Vorgehen entschieden:

---

[1] Beiträge zur norm. und path. Histologie der Milchdrüse. Stricker's *Beiträge zur pathologischen Anatomie und Physiologie.*

[2] Zur feineren Anatomie der Milchdrüse während der Lactationsperiode. *Bulletin de l'Acad. des sciences de St. Petersburg.* 1881. Tom. XXVII. S. 78.

[3] Ueber das Verhalten der Kerne in der Milchabsonderung bei der Absonderung. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bonn 1886. Bd. XXVI. S. 397.

[4] Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Milchdrüse. *Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaften.* 1873. Bd. VII. S. 177.

[5] *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bonn 1882. Bd. XX und XXI.

[6] Beiträge zur Histogenesie der weiblichen Brustdrüse. *Ebenda.* Bonn 1882. Bd. XX. S. 145.

[7] *Zur Entwickelung der Milchdrüse.* Inaug.-Dissert. Bonn 1882.

[8] *Beiträge zur Anatomie der Milchdrüse während ihrer Thätigkeit.* St. Petersburg 1890 (russisch).

Die frisch ausgeschnittene Drüse legte ich behutsam in Flemming'sche Flüssigkeit (15 Theile von 1 proc. Chromsäure + 4 Theile 2 proc. Osmiumsäure + 1 Theil Eisessig). Nach 12 bis 16 Stunden wurde die Drüse zwei Tage lang einem Wasserstrahle ausgesetzt. Die Härtung geschah in stetig graduirtem Alkohol; die Einbettung in Celloidin.

Die Färbung mit Magentaroth (Dr. Grübler) in 2 proc. wässeriger Lösung, giebt sehr schöne Bilder. Der Kern sieht lebhaft roth aus, das Plasma nur wenig roth tingirt. Zur Färbung bleibt der Schnitt sechs bis acht Stunden in der Lösung, auswaschen mit Alkohol, so lange derselbe eine Färbung annimmt.

Noch muss ich vorausschicken, dass das Epithel überall nur einschichtig vorkommt; und wenn Kolesnikow mehrere Schichten gesehen zu haben glaubt, so ist dies ein Irrthum, der daher rühren kann, dass seine Schnitte entweder zu dick waren, oder weil die Alveolarwand in der Schnittebene lag, in welch letzterem Falle er die Zellen von oben sah. Das Epithel bleibt einschichtig, sowohl in allen Stufen der Entwickelung, wie auch in allen Stadien seiner physiologischen Wirksamkeit. Der Alveolus ist sowohl im Zustande der Schwangerschaft, als auch bei der Lactation und der vollständigen Ruhe, also auch während der absoluten Ruhe, mit einschichtigem Epithel belegt.

Heidenhain (s. oben) beschreibt zwei Grenzzustände der Drüsenzellen, je nachdem diese den höchsten Punkt ihrer physiologischen Thätigkeit erlangten, oder sich in Ruhe befinden. Nachdem aber — wie wir sehen werden — die in absoluter Ruhe befindliche, also ihrer physiologischen Aufgabe nicht dienende Drüse von jener, welche sich zwar in relativer Ruhe befindet, jedoch im Begriffe steht ihre Aufgabe zu erfüllen, genau zu unterscheiden ist, so ist hieraus ersichtlich, dass wir, die physiologische Function der Drüsen betreffend, eigentlich drei Zustände derselben unterscheiden müssen. Und zwar:

1. Die normale, das heisst in absoluter Ruhe befindliche Drüse, welche also keine physiologische Thätigkeit verrichtet und sich zu derselben auch nicht anschickt.

2. Die in Thätigkeit befindliche, in ihrer physiologischen Aufgabe zur höchsten Entwickelungsstufe gelangte Drüse.

3. Die in relativer Ruhe befindliche, also sich zur Secretion vorbereitende Drüse.

I.

Das Epithel der in absoluter Ruhe befindlichen Drüse erscheint als ein schmaler Protoplasmarand an der inneren Seite der Membrana propria. Zellengrenzen sind nicht zu sehen. Von oben gesehen aber zeigen die

Zellen polygonale Grenzen. Der Kern sieht seitwärts spindelförmig aus, von oben kugelig. In diesem Zustande sind also die Zellen platt (Fig. 1, Taf. XV) zusammengedrückt, polygonal mit zusammengedrückten rundlichen Kernen. Im Kerne ist ein deutlich zu unterscheidender, runder und lebhaft gefärbter Kernkörper, sowie mehrere grössere, unregelmässig zerstreute Kernkörperchen. Das Plasma ist granulirt und nicht gut zu färben.

II.

Die auf der höchsten Stufe befindlichen Zellen sind scharf abgegrenzt, einschichtig. Die Zellen sitzen auf breiter Basis der Membrana propria an und schwellen gegen das Lumen hin stark auf. Ihr Protoplasma ist granulirt und schliesst insbesondere gegen das Lumen zu zahlreiche Fetttröpfchen ein (Fig. 2, Taf. XV). In der Fig. 2 stellt die Osmiumsäure das Fett schwarz dar. Jede Zelle enthält zwei, ja sogar drei Kerne. Die Kerne sind sehr gross, rund; in ihrem Inneren befindet sich ein Nucleolus, welcher rund und im Verhältnisse zu den übrigen Chromatinkörperchen ziemlich gross ist; diese letzteren sind kleiner und typisch an der Peripherie angereiht. Diese Anordnung des Chromatins ist für die secernirende Drüse am meisten charakteristisch und erscheint so constant, dass ich bei der grössten Aufmerksamkeit keine Kerne finden konnten, bei welchen die genannte Anordnung gefehlt hätte. Aus einem solchen Kerne allein, kann man mit Sicherheit schliessen, ob das Praeparat einer secernirenden Drüse entnommen ist oder nicht.

III.

Das Epithel einer nach der Secretion, also in relativer Ruhe befindlichen Drüse, ist dem in absoluter Ruhe befindlichen ähnlich. Ein einfacher Protoplasmarand, in welchem keine Zellengrenzen sichtbar sind, bedeckt die Membrana propria. Die Kerne sind klein und zusammengedrückt, aber innerhalb derselben ist das Chromatin in gleicher Weise angeordnet, wie in der auf dem Höhepunkte ihrer Entwickelung stehenden Drüse: die Chromatinkörperchen sind regelmässig der Peripherie angereiht. Ein untrügliches Kennzeichen der normalen, sich in absoluter Ruhe befindlichen Drüse, wodurch sich dieselbe von der in relativer Ruhe befindlichen, die in der nächsten Zukunft sich zur Secretion anschickt, wesentlich unterscheidet, ist der Kern (Fig. 3, Taf. XV).

Wie lässt sich also der ganze Process, der als Resultat die Milch erzeugt, vorstellen? Kann wohl — da wir durch die bisherigen Untersuchungen überzeugt wurden, dass eine active physiologische Wirkung der Drüsenzelle erforderlich ist, um Fett u. s. w. zu erzeugen — eine und dieselbe Drüsenzelle auch zum wiederholten Male Fett absondern?

Die Drüsenbläschen werden zur Zeit der Schwangerschaft auf Kosten des Bindegewebes und des Fettes ausserordentlich vergrössert. Die Vermehrung der Drüsenzellen geschieht durch mitotische Zellentheilung (Fig. 4, Taf. XV). In Praeparaten aus von schwangeren Thieren genommenen Drüsen finden wir Schritt für Schritt die schönsten karyokinetischen Figuren. Das Epithel zeigt aber selbst hier nicht zwei oder mehr Schichten, wie dies durch Coen behauptet wurde (s. oben). Seine Schnitte waren jedenfalls zu dick, und wenn er bemerkte, dass während der Lactation zwei bis drei Zellenschichten das Lumen vollkommen erfüllten, so dass gar kein Drüsenlumen zu sehen war, so fiel in seinem Falle sicherlich die Oberfläche der Alveolarwand mit der Schnittebene zusammen.

Die Zellenbildung auf karyokinetischem Wege dauert bis gegen Ende der Schwangerschaft an. In den ersten, zweiten bis dritten Tage nach der Geburt untersuchten Drüsen waren jedoch an vielen Stellen noch karyokinetische Figuren zu sehen. So sehen wir in der Fig. 5, Taf. XV in *a*) Tochterzellen, in *b*) hat der Kern keine scharfen Grenzen, nur die intensiv gefärbte Chromatinmasse ist von einem helleren Protoplasmahof umgeben.

Mit der Geburt, das heisst mit dem Unterbrechen der Schwangerschaft, ist also der Zellentheilung keine Grenze gezogen, denn zwei bis drei Tage nach der Geburt sehen wir noch karyokinetische Figuren. Aber das Lumen solcher Drüsen ist schon mit Secret gefüllt, in welchem viele Plasmabröckeln, Kerntheilchen, ja sogar ganze Kerne und Zellen zu finden sind. Diese Elemente sind es eben, die unter dem Namen Colostrumkörperchen beschrieben wurden und deren Ursprung zu einer ausgedehnten Discussion Anlass gab.

Derartige Untersuchungen machen den Eindruck, als wären die oben genannten Elemente Zellentheilchen, welche vermöge der übermässigen Proliferation der Zellen entweder keinen Platz finden, oder mechanisch abgestossen werden. Und so ist es auch. Zellenkerne u. s. w., die auf solche Weise in das Innere der Alveolen gerathen, sich zu Elementen des Colostrums umbilden, bieten mit der ersten Secretion die charakteristischen Formen der frühzeitigen Milch.

In den Kernen der für das Colostrum charakteristischen Zellen ist jene Anordnung des Chromatins — welche wir in der regelmässig absondernden Drüse bemerkt haben — noch nicht durchgeführt, tritt aber schon mit dem Verschwinden des Colostrum in den ersten Tagen der Lactation auf. Mit der Lactation zugleich hört auch die Vermehrung der Zellen auf. Coen, der zuerst in der Milchdrüse Mitosis beobachtet, giebt an, dass diese auch während der Lactation häufig wäre. Nun wies aber Coen Mitosis in Drüsen nach, welche er am dritten Tage nach der Geburt Thieren entnahm. Von solchen Drüsen kann jedoch keineswegs behauptet

werden, dass sie in der Periode der normalen Lactation stehen. An Drüsen, welche in späteren Tagen der Secretion zur Untersuchung gelangten, fand ich an mehreren Tausend Praeparaten nicht ein einzigesmal auch nur eine directe oder indirecte Zellentheilung; selbst die geringste Vorbereitung hierzu von Seiten der Zellen war nicht zu erkennen. Das Epithel ist immer nur einschichtig, und wenn Kolesnikow angiebt, es gäbe eine infraepitheliale Zellenschicht (1877), die aus zusammengedrückten, platten Zellen bestünde, welche mit den von Heidenhain in der Submaxillaris beschriebenen jungen Zellen identisch wären, so leiteten ihn gewiss jene Zellenkerne auf den Irrweg, die der äusseren Seite der Membrana propria aufsitzen, zum Bindegewebe gehören, sich oft sehr dicht an das Epithel anschmiegen, und in der That so erscheinen, als wären sie die Kerne einer infraepithelialen Zellenschicht. Man sieht aber deutlich, dass die Kerne sich in den Fasern des Bindegewebes weiter ausdehnen.

Wenn sich die Sache so verhält, dass sich die Zellen während ihrer physiologischen Function nicht vermehren, so müssen wir sie als Urzellen betrachten, welche — um hiermit auch auf die Frage Langer's zu antworten — nicht nur ein oder zweimal fähig sind, Fett zu produciren, sondern während der ganzen Zeit ihrer Aufgabe, also während der ganzen Lactation, zur Milchsecretion befähigt sind. Und während der Erfüllung dieser Aufgabe spielen die Kerne eine sehr wichtige Rolle, worauf die kolossale Vergrösserung derselben, wie auch die constant periodische Anordnung des Chromatins während der Lactation zeigen.

Kurz gefasst ist das Resultat meiner Untersuchungen folgendes:

1. Das Epithel der Milchdrüse ist immer einschichtig.

2. Das Chromatin der Kerne, der ihre physiologische Function ausübenden Drüsenzellen, ist so charakteristisch an der Peripherie derselben angereiht, dass man die in absoluter Ruhe befindlichen Zellen von in relativer Ruhe befindlichen genau unterscheiden kann.

3. Die Zellen gehen, während sie ihre physiologische Aufgabe erfüllen, nicht zu Grunde, sondern ein und dieselbe Zelle ist während der ganzen Lactationszeit der Secretion fähig.

4. Mitotische Formen der Zellentheilung sind nur in Milchdrüsen schwangerer Thiere, und in solchen, welche sich in den ersten Tagen der Secretion befinden, wahrzunehmen, nie aber in den Zellen von Drüsen, welche bereits mehrere Tage Milch absonderten.

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XV.)

Fig. 1. Kerne einer in absoluter Ruhe befindlichen Drüse; *a*) von oben gesehen, *b*) im Querschnitt. Zeiss, Ocul. 12. Obj. 4·0 ^{mm}. Apert. 0·95.

Fig. 2. Auf der höchsten Entwickelungsstufe stehende Milchdrüse. Zeiss, Ocul. 12. Obj. 4·0 ^{mm}. Apert. 0·95.

Fig. 3. In relativer Ruhe befindliche Drüse. Zeiss, Ocul. 12. Obj. 4·0 ^{mm}.

Fig. 4. Karyokinetische Figur aus der Milchdrüse eines schwangeren Thieres.

Fig. 5. Karyokinetische Figuren aus der Drüse eines am ersten Tage nach der Geburt geschlachteten Thieres; *a*) zwei Tochterzellen, *b*) die Chromatinmasse ist von glänzendem Plasmahofe umgeben, die Grenze des Kernes verwaschen. Zeiss, Ocul. 12. Obj. 4·0 ^{mm}.

Ueber Granula- und Intergranularsubstanzen.

Von

R. Altmann.

Waldeyer hat in seiner Abhandlung: „Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle"[1] bei Besprechung der Granulalehre Folgendes gesagt:

Wenn Altmann einerseits nun sagt:[2] „Im Zellenkörper ist also das intergranuläre Netz der wesentliche Bestandtheil, die Matrix des Uebrigen. Es bildet mit den Anhäufungen seiner Substanz, wie sie sich gewöhnlich um den Kern herumfindet, das sogen. intacte Protoplasma, den embryonalen Protoplasmarest", dann aber andererseits wiederum angiebt[3], dass, wenn innerhalb der gröberen Intergranularsubstanz die letzten lebenden Elementarkörperchen, sie mögen schon sichtbar gemacht sein oder nicht, erreicht seien, dann seiner Ansicht nach die jetzt noch übrig bleibende zwischengelagerte Substanz todt und die Gallerte der Zoogloea vergleichbar sei", so muss ich bekennen, dass Altmann mir mit seiner Auffassung des Wesentlichen bei der Zelle noch nicht in's Reine gekommen zu sein scheint, als er dies schrieb.

Soweit ich diese Worte Waldeyer's zunächst beurtheilen kann, handelt es sich hierbei nicht um einen Gegensatz sachlicher Art, sondern nur um einen solchen stilistischer Form. Es scheint ihm aus meinen an vielen und so auch an den citirten Orten gegebenen Definitionen der Intergranularsubstanz nicht klar geworden zu sein, warum ich einerseits die Granula als die einzigen Träger der Vitalität in den Zellen und anderswo bezeichne, andererseits aber gerade von der Intergranularsubstanz behaupte, dass dieselbe der wesentliche Bestandtheil, die Matrix des Uebrigen sei.

---

[1] *Deutsche medicinische Wochenschrift.* 1895. Nr. 44. S. 729.

[2] A. a. O. Anatomische Versammlung in Wien.

[3] Angeführt in Flemming's Referat („Ergebnisse etc. von Merkel und Bonnet. 1893. S. 59.

Als ich seiner Zeit die Granula auffand, waren dieses naturgemäss zuerst die grösseren und deshalb leichter sichtbaren. Zwischen denselben lag dann den Zwischenraum zwischen ihnen füllend die netzförmige Intergranularsubstanz selbst. So lange es mir noch nicht gelungen war, in dieser noch weitere Elementarkörperchen zu differenziren, hielt ich die Intergranularsubstanz für indifferent und als nicht wesentlich. Als aber dieses gelungen war und in dem Netz sich dicht gedrängt kleinere und kleinste Granula nachweisen liessen, da war es offenbar, dass aus diesen kleineren und kleinsten Granulis die grösseren und grössten hervorgehen, demnach die gröberen Netze der Intergranularsubstanz, indem sie die Mutterkörner der anderen Granula enthalten, das Wesentliche der ganzen Zelle sind.

Hat man innerhalb dieser gröberen Intergranularsubstanz die dort vorhandenenen kleineren und kleinsten Granula dargestellt, dann bleibt nothwendiger Weise zwischen diesen immer noch ein netzförmiger Zwischenraum übrig, der, wenn er wirklich nun frei von corpusculären lebenden Elementen ist, doch immerhin von einer homogenen todten Substanz gefüllt sein dürfte. Die Möglichkeit, dass auch hier noch weitere so kleine Granula vorhanden sind, dass der Nachweis derselben wegen ihrer Kleinheit nicht gelingt, muss zugegeben werden; ausserdem aber ist auch die Behauptung unabweisbar richtig, dass zuletzt nur eine solche homogene todte Substanz zwischen den kleinsten, wirklichen primären Granulis übrig bleiben muss, welche als die echte Intergranularsubstanz der Zelle bezeichnet werden kann, keine lebenden Functionen hat, sondern nur dazu dienen dürfte, die beim Stoffwechsel der Granula gebrauchten Substanzen auf dem Wege der physikalischen Diffusion hin- und herzuleiten.

Wie wir also grosse, kleinere und kleinste oder primaere Granula unterscheiden, die untereinander eine zusammenhängende Stufenfolge genetischen Wachsthums bilden, so müssen wir auch nothwendiger Weise die Existenz von groben, feineren und feinsten oder primaeren Intergranularnetzen annehmen, von denen die beiden ersteren jene Mutterkörner der grossen Granula enthalten, die letzte nur homogen todte, das heisst echte Intergranularsubstanz ist. Während also die beiden ersten Arten derselben das Wesentliche der Zelle, die Matrix des Uebrigen bilden, ist die letzte unwesentlich und nicht lebendig.

Man kann also unter dem Ausdruck Intergranularsubstanz entweder die echte unbelebte oder die unechte mit lebenden Elementen versehene Materie verstehen; die Erstere ist indifferent und unwichtig, die Zweite dagegen bildet das Wesentliche der Zelle. Dass naturgemäss nach Ausschluss aller geformten, das heisst lebenden Elemente, die echte indifferente Intergranularsubstanz in der lebenden Intergranularsubstanz selbst enthalten ist

und den Theil derselben bildet, der nach Wegnahme aller geformten lebenden Elemente übrig bleibt, ist selbstverständlich und kann nicht in Abrede gestellt werden.

Es scheint also ein kleines Missverständniss von Seiten Waldeyer's vorzuliegen, wenn er aus der Form meiner Definitionen der Intergranularsubstanzen den Schluss zieht, ich sei über das Wesentliche bei der Zelle noch nicht ganz in's Reine gekommen. Meine Unterscheidung vom Wesentlichen und Unwesentlichen, wie sie durch die verschiedenen Arten der Intergranularsubstanzen repraesentirt werden, zeigen wohl das Gegentheil davon an.

Ich gebe gerne zu, dass meine bisherigen Definitionen der Intergranularsubstanzen und ihrer Werthigkeit nicht scharf genug stilisirt worden sind, und ich danke Herrn Waldeyer, dass er als objektiver und scharfsinniger Kritiker diesen Fehler entdeckt hat. Ich hoffe, dass meine vorliegende kleine Explikation diesen Fehler wieder ausgleicht, und so auch wohl noch Andere, die ebenfalls über meine Auffassungen im Zweifel waren, darüber aufklärt.

Es ist noch nicht gesagt, dass ich bei meinen bisherigen, wenn auch sehr intensiven Untersuchungen der lebenden Materie auch nur an einer Stelle schon bis zu den echten primaeren Granulis gelangt bin, und ebensowenig vermag ich deshalb auch zu behaupten, dass ich bereits an irgend einer Stelle die echte primaere Intergranularsubstanz abgegrenzt habe, ja es ist zweifelhaft, ob wir überhaupt dazu gelangen werden, dieses jemals zu erreichen. Die Leistungen der mikrologischen Technik haben ihre Grenzen, die wir nicht überschreiten können; dennoch werden günstigere Verhältnisse und Zeiten, die der Mikrologie mehr Hülfsmittel zu ihren Forschungen bieten, besonders selbständige Laboratorien und Institute der Mikrologie gestatten, diese Grenzen möglichst weit auszudehnen.

Ueber Grundlagen und Ziele der Muskelmechanik.[1]

Von

Dr. phil. **Otto Fischer,**
ausserordentlichem Professor der Medicin an der Universität Leipzig.

Wenn man in dem weiten Gebiete der Muskelphysiologie umherblickt, so kann man sich als Physiker einer gewissen Verwunderung über den ungleichmässigen Ausbau dieses wichtigen Zweiges der Physiologie nicht erwehren. Auf der einen Seite findet man zahlreiche, sehr eingehende Untersuchungen über den Ursprung der Muskelkraft, über die inneren Vorgänge bei der Muskelcontraction, über Form, Verlauf und Grösse der Zuckung sowohl wie der tetanischen Zusammenziehung der Muskeln, sowie über deren Abhängigkeit von den verschiedensten Variabelen. Auf der anderen Seite begegnet man dagegen verhältnissmässig nur wenigen einwandsfreien Beiträgen zur Kenntniss des mechanischen Effectes der Muskelcontraction, also der Bewegungs- und Gleichgewichtszustände, welche dem menschlichen oder allgemein thierischen Körper durch die Muskeln im Verein mit anderen Kräften ertheilt werden. Es muss um so sonderbarer erscheinen, dass gerade dieser Zweig der Muskelphysiologie, den man wohl zweckmässig als „Muskelmechanik" bezeichnet, so wenig ausgebaut ist, als ja die Lebensäusserungen des Organismus und die Einwirkungen desselben auf die Aussenwelt fast ausschliesslich auf dem mechanischen Effecte der Muskelcontraction beruhen, und als nach dem Aufgeben des forschungslähmenden vitalistischen Standpunktes wohl Niemand im Ernste mehr daran zweifelt, dass die Bewegungs- und Gleichgewichtszustände des lebenden Körpers denselben mechanischen Gesetzen unterworfen sind, wie die der leblosen Materie.

Eine Untersuchung des mechanischen Effectes der Muskelcontraction stellt nun allerdings Anforderungen an die verschiedensten Wissensgebiete. Es müssen sich Anatomie, Physiologie, Physik und Mathematik die Hände

[1] Antritts-Vorlesung, gehalten am 25. Juli 1896.

reichen, um gemeinsam dem Ziele zuzustreben. Insbesondere ist es Sache der Mechanik, die Führung bei einer derartigen Untersuchung zu übernehmen; sie hat dabei nicht nur die leitenden Gesichtspunkte aufzustellen, sondern sie muss auch die Mittel angeben, durch welche die allenthalben auftretenden Schwierigkeiten überwunden werden können. Hierzu ist Fühlung zwischen Mechanik einerseits und Anatomie und Physiologie andererseits unerlässlich. Es ist daher ein Hauptgrund für den heutigen unbefriedigenden Stand der Muskelmechanik zweifellos darin zu finden, dass die Mechanik bisher den besonderen Bedürfnissen der biologischen Wissenschaften in ihrem abstracten Ausbau zu wenig Rechnung getragen hat.

Es scheint indess auch noch ein anderer Grund vorzuliegen.

Beim Studium der vorhandenen Arbeiten über eine Mechanik des menschlichen Körpers gewinnt man den Eindruck, dass die Schwierigkeiten, welche sich der Lösung der Probleme entgegenstellen, vielfach unterschätzt worden sind. Während man beispielsweise in der Ophthalmologie schon lange zu der Ueberzeugung gelangt ist, dass es der eingehendsten Kenntniss der dioptrischen Gesetze bedarf, um z. B. alle Einzelheiten des Strahlenverlaufes im Auge, der Bilderzeugung auf der Netzhaut, der Entstehung der Refractionsanomalien des Auges u. s. f. erklären zu können, und dass jede neue Erkenntniss der Optik im Allgemeinen auch der Beurtheilung des optischen Apparates unseres Auges zu Gute kommen wird, haben manche Forscher gemeint, für die Untersuchung des mechanischen Effectes der Muskelcontraction mit der Kenntniss der elementarsten Sätze der Mechanik auskommen zu können. Der Satz vom Parallelogramm der Kräfte, das Gesetz für das Gleichgewicht der Kräfte an einem einzigen starren Körper oder einem einfachen Hebel, die Bewegungsgesetze eines materiellen Punktes und noch einige andere in den elementaren Lehrbüchern der Mechanik aufgeführte Sätze — diese bilden das mechanische Rüstzeug, mit welchem man zuweilen geglaubt hat, die Probleme vollständig bewältigen zu können. Da es sich beim lebenden Organismus aber weder um einen materiellen Punkt, noch um einen einzigen starren Körper oder einen einzigen Hebel handelt, sondern da derselbe vielmehr ein ganzes System von Hebeln darstellt, die mit einander entweder unmittelbar oder mittelbar durch Gelenke in Verbindung stehen und sich in Folge dessen gegenseitig in ihren Bewegungen beeinflussen, so muss man für die Untersuchungen der Muskelmechanik nicht nur alle Mittel zu Rathe ziehen, welche die allgemeine Mechanik überhaupt zur Verfügung stellt, sondern es ist sogar nöthig, erst noch neue mechanische Erkenntnisse zu gewinnen.

Diesem Umstande ist es auch zuzuschreiben, dass bei den Forschern, welchen die Schwierigkeiten des Problems keineswegs entgangen waren, sich von vornherein das Bedürfniss geltend gemacht hat, die Untersuchung

sehr zu vereinfachen. Dies zeigt sich einmal darin, dass man fast ausschliesslich Fragen der Muskelstatik in den Bereich der Untersuchung gezogen hat. Dies geht ferner auch daraus hervor, dass man dabei zunächst sein Augenmerk nur auf die specielle Wirkungsweise der Muskeln unter gewissen einschränkenden Voraussetzungen über die Gliederung des ganzen Körpers und über die Beweglichkeit der einzelnen Glieder gerichtet hat. So hat man bei der Untersuchung der eingelenkigen Muskeln gewöhnlich den Ursprung des Muskels als fixirt angenommen. Oder man hat die besondere Wirkungsweise der mehrgelenkigen Muskeln für die Fälle erforscht, in denen von den in Betracht kommenden Gelenken immer nur einem einzigen freie Beweglichkeit gelassen ist, ohne die Untersuchung auf den im Leben hauptsächlich verwirklichten Fall auszudehnen, dass mehrere oder alle Gelenke sich frei bewegen können.

Wenn man nun auch bei allen Untersuchungen auf dem Gebiete der Muskelmechanik niemals ganz ohne alle einschränkenden Voraussetzungen auskommen wird, so liegt es doch auf der Hand, dass bei dieser Enthaltsamkeit die mechanische Bedeutung der einzelnen Muskeln noch nicht vollkommen hat aufgeklärt werden können, und dass die Resultate der bisherigen Untersuchungen nur eine Seite der Wirksamkeit der Muskeln beleuchten werden. Trotzdem für eine allgemeine, umfassende Muskelmechanik also die Nothwendigkeit vorliegt, einen grossen Theil der das Problem vereinfachenden Annahmen fallen zu lassen, so werden doch die meisten der bisherigen Arbeiten insofern einen bleibenden Werth besitzen, als durch dieselben erst ein festes Fundament geschaffen worden ist, auf welchem nicht nur die weitergehende Forschung aufbauen kann, sondern welches eine solche überhaupt erst ermöglicht.

Angesichts des jetzigen Standes der Muskelmechanik ist es wohl an der Tagesordnung, sich einmal darüber Rechenschaft zu geben, auf welchen Grundlagen eine erfolgreiche Behandlung der Probleme der Muskelmechanik geschehen kann, und welchen Zielen diese Wissenschaft zuzustreben hat.

Die erste Aufgabe, welche man bei einer Untersuchung der mechanischen Wirkung der Muskeln zu lösen hat, besteht darin, dass man sich eine eingehende Kenntniss von den mechanischen Eigenschaften der einzelnen Abschnitte des menschlichen Körpers, als des Objectes der Bewegung, verschafft. Hierbei stellt sich gleich von vornherein eine Schwierigkeit ein, die sich wohl niemals ganz überwinden lassen wird. Der menschliche Körper ist vielfach mit einer Maschine verglichen worden. Man braucht sich jedoch gar nicht auf Einzelheiten einzulassen, um zu erkennen, dass doch ganz wesentliche Unterschiede zwischen beiden Gebilden bestehen. Während eine Maschine im Allgemeinen aus einer Anzahl fester Körper

von unveränderlicher Gestalt zusammengesetzt ist, findet man die Abschnitte des menschlichen Körpers in Folge der Athmung, des Blutstromes, der Muskelcontraction und anderer deformirender Einflüsse in fortwährender Veränderung begriffen, so dass man weder von einer bestimmten Gestalt, noch von einer bestimmten Massenvertheilung im Inneren eines Gliedes reden kann. Da diese Deformationen in ganz verschiedener, uncontrolirbarer Weise vor sich gehen, so ist es unmöglich, denselben bei einer Untersuchung der durch die Muskeln hervorgerufenen Bewegungen Rechnung zu tragen. Um den Organismus überhaupt für die Mechanik greifbar zu machen, sieht man sich vielmehr gezwungen, von den im Wesen des Lebens liegenden Aenderungen der Gestalt und Massenvertheilung innerhalb gewisser Abschnitte des Körpers Abstand zu nehmen und diese Abschnitte direct als starre Massen aufzufassen. Damit wird aber thatsächlich nichts Anderes angenommen, als was die Mechanik der festen Körper überhaupt von ihren Objecten voraussetzt. Da es in Wirklichkeit keine absolut starren Körper giebt, so sind demnach diese Annahmen über die Natur und die Zusammensetzung der Theile des menschlichen Körpers nur dem Grade nach verschieden von den Voraussetzungen, zu welchen sich die Mechanik der festen Körper genöthigt sieht. Natürlich werden in Folge dieser nicht streng verwirklichten Annahmen die Resultate der Untersuchungen der Muskelmechanik getrübt. Da jedoch wiederum bei keinem Problem der angewandten Mechanik absolute Genauigkeit zu erreichen ist, so kommt es in jedem Falle nur darauf an, dass die Ordnung der durch die vereinfachenden Annahmen bedingten Fehler nicht wesentlich verschieden ist von der Ordnung der aus den übrigen unvermeidlichen Fehlerquellen resultirenden Abweichungen von der Wahrheit, oder dass dieselbe doch wenigstens in keinem Missverhältniss steht zu der Genauigkeit, welche man bei der speciellen Untersuchung erzielen will.

Von denselben Gesichtspunkten aus hat man auch die Zerlegung des ganzen Körpers in einzelne Abschnitte vorzunehmen. Wie weit man mit derselben zu gehen hat, dies kommt ganz auf die besondere Art der Untersuchung an. In manchen Fällen hat man den menschlichen Körper aus einer ziemlich grossen Anzahl von starren Abschnitten zusammengesetzt zu denken, so z. B. bei allen Untersuchungen über Locomotion. In anderen Fällen gestattet es die besondere Natur der Aufgabe, dass man nur wenige, etwa drei oder gar nur zwei starre Theile des menschlichen Körpers von einander unterscheidet. Will man z. B. die Wirkungsweise eines eingelenkigen Muskels, etwa des auf der Beugeseite des Ellbogengelenks hinziehenden M. brachialis feststellen, so genügt es für eine erste Annäherung, den Körper in drei durch das Schultergelenk und das Ellbogengelenk verbundene starre Abschnitte zerlegt zu denken. Oder will man die Thätigkeit der

Wadenmusculatur beim Erheben des Körpers auf die Zehen untersuchen, so genügt fürs Erste sogar die Zerlegung in zwei starre Abschnitte.

Mag man für einen besonderen Zweck die Zergliederung des Organismus weit oder weniger weit getrieben haben, immer muss man nun die einzelnen Körperabschnitte, welche jeweils die Objecte der Bewegung abgeben, auf ihre rein mechanischen Eigenschaften untersuchen.

Für die Wirkung der Muskeln kommt zunächst die Grösse der Masse eines jeden Körpertheiles und die Lage seines Schwerpunktes in Betracht. Die Kenntniss dieser beiden Grössen genügt jedoch in den meisten Fällen noch nicht; denn es ist für die durch die Muskeln erzeugte Drehbewegung der Glieder keineswegs gleichgültig, ob innerhalb eines Körpertheiles die Masse auf einen grossen Raum gleichmässig um den Schwerpunkt herum vertheilt oder ob sie zum grossen Theil dicht um denselben zusammengedrängt ist. Allerdings ist es nicht nöthig, die genaue Vertheilung der Masse zu kennen; dieselbe kommt nur insofern in Betracht, als sie die Trägheitsmomente des Körpertheiles beeinflusst. Ein starrer Körper ist nämlich für die Mechanik vollständig bekannt, wenn man die Grösse seiner Masse, die Lage seines Schwerpunktes und die Grösse der Trägheitsmomente für alle Axen durch den Schwerpunkt bestimmt hat. Auf die besondere Gestalt und das Material des Körpers kommt es dabei ebenso wenig an als auf den Umstand, ob der Körper eine homogene Masse darstellt, oder ob er in seinem Inneren an verschiedenen Stellen ganz verschiedene Dichtigkeit besitzt. Zwei Körper sind im mechanischen Sinne geradezu äquivalent zu nennen, wenn sie in Masse, Schwerpunktslage und Trägheitsmomenten übereinstimmen, mögen sie im Uebrigen noch so grosse Verschiedenheiten in Gestalt und Dichtigkeit aufweisen. Durch diese Thatsache wird aber die Bestimmung der mechanischen Eigenschaften der einzelnen Körpertheile wesentlich vereinfacht, indem sie sich auf die directe Messung der genannten drei Grössen beschränken kann.

Der Zergliederung des menschlichen Körpers hat sich unmittelbar die Untersuchung der Gelenkverbindungen der betreffenden Abschnitte anzuschliessen. Hierbei kommt es ausser der Lage der Gelenke in erster Linie auf die Bewegungen an, welche den beiden durch ein Gelenk verbundenen Gliedern relativ zu einander am lebenden Körper gestattet sind. Eingehende geometrische Untersuchungen über die Form der Gelenkflächen haben für die Muskelmechanik nur eine untergeordnete Bedeutung, weil aus der am Praeparat erkennbaren Form in Folge der Deformirbarkeit des Knorpelüberzuges der Gelenke keine sicheren Schlüsse auf die Gelenkbewegung am Lebenden gezogen werden können. Es muss vielmehr die Messung der Bewegung am lebenden Menschen selbst vorgenommen werden.

So gross nun auch die Bedeutung derartiger Messungen für die Be-

urtheilung der Gelenkfunctionen ist, so sieht sich die Muskelmechanik doch in vielen Fällen gezwungen, die Gelenkbewegungen wider besseres Wissen zu schematisiren, wenn sie nicht von vornherein auf zum Theil unüberwindliche Schwierigkeiten stossen will. Sie wird z. B. für die Beugungen und Streckungen des Unterarmes gegen den Oberarm eine unveränderliche Gelenkaxe annehmen, trotzdem die Untersuchung kleine Schwankungen dieser Axe zu Tage gefördert hat. Sie wird ferner bei den Bewegungen der Hand gegen den Unterarm an einem unveränderlichen im Köpfchen des Capitatum gelegenen Drehcentrum festhalten, trotzdem schon der verwickelte Bau des Handgelenks die Vermuthung nahe legt, dass die Bewegungen im Handgelenk keineswegs genau dieser Bedingung entsprechen werden. Ja sie wird sogar für manche Untersuchungen die Voraussetzung einer unveränderlichen Axe im Kniegelenk machen, trotzdem die Untersuchung am Lebenden gezeigt hat, dass eine jede Beugung und Streckung des Unterschenkels gegen den Oberschenkel in ganz bestimmter Weise mit gleichzeitiger Rotation des Unterschenkels um seine Längsaxe verbunden ist. Es ist ja natürlich nicht ausgeschlossen, dass man bei späteren Untersuchungen die eine oder andere Einschränkung fallen lässt. Dies wird jedoch erst dann mit Erfolg geschehen können, wenn durch die Lösung der elementareren Aufgaben der Muskelmechanik für derartige weitergehende Untersuchungen ein sicherer Ausgangspunkt geschaffen ist.

In einer Hinsicht werden jedoch die Bestimmungen der Gelenkbewegungen am Lebenden von der allergrössten Bedeutung für die Muskelmechanik sein. So wenig Gelenkversuche am lebenden Körper bisher auch gemacht sind, so haben dieselben doch das überraschende Resultat zu Tage gefördert, dass in vielen Fällen im Leben gar nicht von der vollen Freiheit der Bewegung Gebrauch gemacht wird, welche die besondere Art des Gelenkes gestatten würde. Ich erinnere nur daran, dass es unmöglich ist, willkürlich das Auge um seine Blicklinie herumzudrehen. Ich verweise ferner darauf, dass man unter normalen Verhältnissen auch ebenso wenig im Stande ist, die mittleren Finger um ihre Längsaxe in den Metacarpophalangealgelenken als die Hand um ihre Längsaxe im Handgelenk, also bei Feststellung des Radioulnargelenkes, herumzudrehen. Da die betreffenden Gelenke alle diese Drehungen an und für sich zulassen würden, so ergiebt sich hieraus für die Muskelmechanik ein Fingerzeig für das Zusammenwirken der diese Gelenke beeinflussenden Muskeln. Wir sind offenbar nicht im Stande, diese Muskeln in einer Weise gleichzeitig zu innerviren, welche die Raddrehung des Auges oder die Rollungen der Finger und der Hand um ihre Längsaxe nach sich ziehen würde.

Die auf die Bestimmung der Massen, Schwerpunkte, Trägheitsmomente und Gelenkverbindungen gerichteten Untersuchungen haben das

Gemeinsame, dass sie sich auf das Object der Bewegung beziehen. Eine zweite Reihe von Untersuchungen hat sich nun mit den Kräften zu befassen, welche an dem Gliedersystem angreifen können.

Die auf den lebenden Organismus einwirkenden Kräfte können zweierlei Art sein. Entweder sie haben ihren Ursprung ausserhalb des menschlichen Körpers, oder sie werden durch Vorgänge im Inneren des Körpers hervorgerufen. Zu der ersten Art gehören die Schwerkraft, die Reibung eines Körpertheiles an einem Körper der Aussenwelt, die Reaction des Bodens oder fester Körper der Aussenwelt, gegen welche der menschliche Körper drückt, der Luftwiderstand und andere von Aussen her kommende Einwirkungen. Zu der zweiten Art gehören hauptsächlich die Kräfte, mit denen ein Muskel bei seiner Contraction auf verschiedene Körpertheile einwirkt, und die Spannungen der elastischen Bänder. Da der lebende Organismus niemals allein inneren Kräften ausgesetzt ist, sondern stets die Schwere und andere äussere Kräfte auf ihn einwirken, so darf die Muskelmechanik sich nicht auf die Untersuchung der alleinigen Wirkung der Muskeln beschränken, sondern sie hat diejenigen Bewegungs- und Gleichgewichtszustände des menschlichen Körpers in den Bereich ihrer Betrachtungen zu ziehen, welche sich aus dem Zusammenwirken von äusseren und inneren Kräften ergeben.

Von den äusseren Kräften sind allein die auf die Abschnitte des Körpers einwirkenden Schwerkräfte von vorneherein bestimmbar, denn Reibung und sonstige Widerstände hängen erst von der Bewegung selbst ab.

Auf einen einzigen starren Körper wirkt bekanntlich die Schwere genau so ein wie eine an einem festen Punkte des Körpers, dem Schwerpunkte, angreifende Kraft. Handelt es sich dagegen um ein System von Körpern, welche durch Gelenke mit einander verbunden sind, so kann man sich zwar auch die Wirkung der Schwere auf das ganze System durch eine einzige im nunmehr veränderlichen Gesammtschwerpunkte des Systems angreifende Kraft von der Grösse des Gesammtgewichtes veranschaulichen, man hat aber damit noch keine Anschauung von der Wirkung der Schwere auf die einzelnen, das System zusammensetzenden Körper gewonnen. Wären die einzelnen Körper vollständig frei und unabhängig von einander beweglich, so würde die Schwere auf jeden wiederum wie eine im Einzelschwerpunkte angreifende Kraft von der Grösse des Einzelgewichtes einwirken. Da nun aber die Theile des Organismus durch Gelenke mit einander in Verbindung stehen, so übt das Gewicht eines jeden Körpertheiles einen Einfluss auf alle anderen aus. Man kann in Folge dessen von einer Wirkung des Gesammtgewichtes des Systems auf jeden einzelnen Körpertheil reden. Es stellt sich nun heraus, dass diese Wirkung ebenfalls gleich der einer einzigen Kraft von der Grösse des Gesammtgewichtes ist. Der Angriffspunkt dieser Kraft

fällt aber jetzt nicht mehr mit dem Einzelschwerpunkte des Körpertheiles zusammen, sondern er ist ein anderer fester Punkt im Innern desselben. Die Lage dieses Punktes steht einerseits in enger Beziehung zu der Lage des Einzelschwerpunktes, andererseits wird sie durch die Gelenkverbindungen des Körpertheiles mit den übrigen beeinflusst. Denkt man sich im Mittelpunkte eines jeden am Körpertheil befindlichen Gelenkes die Massen aller Glieder concentrirt, welche durch dieses Gelenk mit dem Körpertheil unmittelbar oder mittelbar in Verbindung stehen, so erhält man einen starren Körper von dem Gesammtgewichte des ganzen Systems. Der Schwerpunkt desselben, der dann im Allgemeinen nicht mehr mit dem Einzelschwerpunkte des unbelasteten Körpertheiles zusammenfällt, ist der Angriffspunkt der Kraft, welche die Wirkung der Gesammtschwere auf den betreffenden Körpertheil veranschaulicht. Man erhält demnach z. B. für den Oberschenkel diesen festen Punkt in seinem Innern, wenn man im Hüftgelenkmittelpunkt einerseits die Massen sämmtlicher Körpertheile mit Ausnahme der einen unteren Extremität, und im Mittelpunkt des Kniegelenkes andererseits die Massen von Unterschenkel und Fuss concentrirt denkt, und nun den Schwerpunkt des also belasteten Oberschenkels aufsucht. Dass derselbe dem Mittelpunkt des Hüftgelenkes sehr nahe liegen wird, ist leicht ersichtlich.

Die beschriebenen Angriffspunkte der Gesammtschwere in den einzelnen Körpertheilen haben auch eine sehr bemerkenswerthe Lage zu dem Gesammtschwerpunkte des Systems und gestatten in Folge dessen eine sehr einfache Construction desselben. Sie ermöglichen überhaupt durchweg eine grosse Vereinfachung der Untersuchungen, so dass sie eine gleich wichtige Rolle für die Mechanik eines zusammenhängenden Körpersystems spielen, wie der Schwerpunkt für die Mechanik eines einzelnen starren Körpers. Es erscheint daher der Name „Hauptpunkte“ für dieselben wohl gerechtfertigt. Aus dem eben Gesagten ist ersichtlich, dass eine Mechanik des menschlichen Körpers die Bestimmung der Hauptpunkte der einzelnen Körpertheile nach Maassgabe der Zergliederung des Organismus als eine weitere Grundlage erfordert.

Wir gehen nun über zu der Betrachtung der inneren Kräfte. Diese unterscheiden sich insofern wesentlich von den äusseren Kräften, als sie immer paarweise auftreten. Ein sich contrahirender Muskel zieht nicht nur am Ansatz nach dem Ursprung hin, sondern er sucht auch umgekehrt den Ursprung dem Ansatz zu nähern. Die Art der Kraftentfaltung ist dabei vollständig unabhängig von den inneren Vorgängen. im Muskel während der Contraction. Es werden daher die Untersuchungen der Muskelmechanik in keiner Weise durch den Umstand beeinträchtigt, dass bis jetzt eine befriedigende Erklärung des Contractionsvorganges noch nicht gelungen ist. Die Muskelmechanik nimmt die

Kraftentfaltung des Muskels als etwas Gegebenes hin, so wie man etwa bei der Untersuchung der Fallbewegung auch von Betrachtungen über den Ursprung der allgemeinen Gravitation Abstand nimmt. Im mechanischen Sinne verhält sich ein sich contrahirender Muskel, was die Art (nicht die Grösse) seiner Kraftentfaltung in jedem Moment der Contraction anlangt, genau so wie ein über seine normale Länge ausgedehnter Gummistrang. Er wirkt mit zwei genau gleichen aber entgegengesetzt gerichteten Kräften auf die beiden Insertionsstellen oder, falls der Muskel über Knochenvorsprünge, Knochenrollen hinweg gezwungen ist, auf die beiden Stellen, zwischen denen er sich geradlinig von einem Körpertheil nach dem anderen ausspannen kann. Man darf sich in Folge dessen die Kraftäusserung des Muskels auch so veranschaulichen, dass man denselben, oder bei complicirterem Bau des Muskels jedes zu einer mechanischen Einheit zusammenfassbare Bündel von Muskelfasern, in seiner Mitte quer durchschnitten annimmt und nun von Aussen her an dem einen Stumpf in der Richtung vom Ansatz zum Ursprung und gleichzeitig an dem anderen in umgekehrter Richtung einen Zug von bestimmter, in beiden Fällen gleicher Stärke ausgeübt denkt.

Diese doppelte Kraftwirkung des Muskels würde nur in dem speciellen Falle nicht in Rücksicht zu ziehen sein, in welchem der Ursprung durch besondere Kräfte fixirt ist; denn dann wird der am Ursprung des Muskels angreifenden Kraft durch Widerstände an den Befestigungsstellen das Gleichgewicht gehalten. Wenn man nun die Wirkung eines sich contrahirenden Muskels in vielen Lehrbüchern der Anatomie und Physiologie, und auch in zahlreichen Monographien gewöhnlich nur als die Wirkung einer einzigen am Ansatz angreifenden Kraft dargestellt findet, so liegt dieser Anschauung unbewusst, oder in vielen Fällen auch bewusst, die Voraussetzung zu Grunde, dass der den Ursprung des Muskels tragende Knochen und bei mehrgelenkigen Muskeln auch die zwischen Ansatz und Ursprung eingeschalteten Körpertheile durch besondere Kräfte im Raume fixirt sind. Die angeführten Resultate über die Wirkung der Muskeln können daher auch nur für diesen ganz speciellen Fall Geltung besitzen und lassen sich nicht ohne Weiteres auf den allgemeineren, im Leben hauptsächlich vorkommenden Fall übertragen, dass auch der Ursprung des Muskels beweglich ist.

Wie die Schwere jedes Körpertheiles in Folge des Gelenkzusammenhanges alle anderen Körpertheile zu bewegen sucht, so wird auch jede beliebige Kraft, welche irgendwo am Organismus angreift, auf die sämmtlichen Abschnitte desselben als Druck oder Zug bewegend einwirken. Es suchen daher die beiden durch die Contraction eines Muskels ausgelösten Kräfte auf jeden Abschnitt des menschlichen Körpers einen Einfluss auszuüben. Dabei ist nun allerdings ein Unterschied in der Wirkung zu constatiren, je nachdem ein Körpertheil im Bereiche des Muskels oder

ausserhalb des zwischen Ursprung und Ansatz befindlichen Gebietes liegt. Bei den Körpertheilen der letzteren Art heben sich nämlich die bewegenden Einflüsse auf, da die beiden entgegengesetzt gleichen Druck- oder Zugkräfte auf ein und denselben Punkt einwirken. Bei den Körpertheilen der ersteren Art setzen sich dagegen die beiden Kräfte zu einem Kräftepaar zusammen, welches das betreffende Glied um eine Axe von bestimmter Richtung herumzudrehen strebt. Fassen wir z. B. einmal die besonderen Verhältnisse des zwischen Becken und Unterschenkel ausgespannten M. semimembranosus ins Auge. Die eine der beiden Kräfte, mit welchen der Muskel bei seiner Contraction auf den menschlichen Körper einwirkt, greift am Tuber ischiadicum, die andere an der hinteren Fläche des Condylus medialis der Tibia an. Das Kräftepaar, mit welchem der Muskel auf das Becken einwirkt, setzt sich zusammen aus der direct am Muskelursprung angreifenden Kraft und einer entgegengesetzt gleichen Druckkraft, deren Richtung durch den Mittelpunkt der Hüftpfanne hindurchgeht. Das auf den Unterschenkel einwirkende Kräftepaar besteht dagegen aus der im Muskelansatz angreifenden Kraft und einer entgegengesetzt gleichen Druckkraft, deren Richtung die Knieaxe durchschneidet. Trotzdem der Muskel gar nicht am Femur befestigt ist, wirkt er in Folge des Gelenkzusammenhanges auch auf den Oberschenkel mit einem Kräftepaar drehend ein. Die eine Kraft geht durch die Knieaxe, die andere durch den Mittelpunkt des Femurkopfes; dabei ist die erstere der im Muskelansatz angreifenden, die letztere der am Ursprung ziehenden gleich und gleichgerichtet. Die Momente dieser Kräftepaare, die man als die Drehungsmomente bezeichnen kann, mit welchen der Muskel auf die drei Körpertheile einwirkt, ändern bei gleicher Spannung des Muskels ihre Grösse fortwährend, wenn man aus einer Haltung des Beines in andere und andere Gelenkstellungen übergeht.

Aus der Kenntniss der Drehungsmomente allein gewinnt man nun noch keinen Einblick in die Bewegungen, welche ein Muskel bei seiner Contraction hervorruft. Diese hängen eben vor allen Dingen von den mechanischen Eigenschaften der in Bewegung zu setzenden Körpertheile selbst ab. Dagegen kann man sagen, dass durch die Messung der Drehungsmomente, mit welchen die einzelnen Muskeln auf die verschiedenen Abschnitte des menschlichen Körpers in allen möglichen Gelenkstellungen einwirken, durch die Bestimmung der Masse und der Trägheitsmomente und die Ermittelung der Gelenkverbindungen, sowie des Schwerpunktes und Hauptpunktes für alle Körpertheile im Wesentlichen die Grundlagen erbracht sein werden, auf denen die Muskelmechanik aufbauen kann.

Zweierlei Art können die Aufgaben der Muskelmechanik sein. Entweder sie beschäftigen sich mit der Hervorbringung eines Gleichgewichts-

zustandes: dann bilden sie Probleme der **Muskelstatik**, oder sie untersuchen die gegenseitige Abhängigkeit der Bewegungen des menschlichen Körpers und der dieselben hervorrufenden inneren und äusseren Kräfte: dann gehören sie der **Muskeldynamik** an.

Die **Muskelstatik** hat die Bedingungen aufzusuchen, unter denen sich Muskelkräfte und äussere Kräfte am menschlichen Körper das Gleichgewicht halten, so dass also der Körper trotz der Einwirkung von Kräften in einer bestimmten Stellung verharrt. Sie kann diese Aufgabe nur dadurch lösen, dass sie sich zunächst eine eingehende Kenntniss von der statischen Wirkungsweise der einzelnen Muskeln verschafft. Denn es stellt sich unter anderen heraus, dass ein beliebiger Muskel keineswegs bei allen möglichen Stellungen der seinem Wirkungsbereich angehörenden Körpertheile anderen Kräften, wie z. B. der Schwere, das Gleichgewicht zu halten vermag. Betrachten wir einmal die Verhältnisse am menschlichen Arm. Ein eingelenkiger Muskel, wie der Brachialis, das Caput mediale oder das Caput laterale des Triceps, kann beispielsweise bei horizontaler Stellung der Ellbogenaxe nur in solchen Haltungen des Armes der Schwere Gleichgewicht halten, bei denen der Schwerpunkt des ganzen Armes sich mit dem Schultergelenkmittelpunkt in einer Verticalen befindet. Einem mehrgelenkigen Muskel, wie dem Biceps oder dem langen Kopf des Triceps, kommen dagegen ganz andere Gleichgewichtshaltungen des Armes zu.

Es sind daher für jeden Muskel, welcher auf ein bestimmtes System von Körpertheilen einwirkt, die für ihn charakteristischen Gleichgewichtshaltungen festzustellen, bevor man nach der hierzu nothwendigen Spannung des Muskels fragen kann. Hat man diese Stellungen für alle Muskeln bestimmt, so zeigt sich, dass für eine grosse Anzahl, sogar für die Mehrzahl der möglichen Haltungen des Körpersystems gar kein Muskel existirt, welcher allein im Stande wäre, der Schwere das Gleichgewicht zu halten, und dass in Folge dessen sich mehrere Muskeln gleichzeitig mit ganz bestimmten Spannungen contrahiren müssen, um diese Aufgabe zu lösen. Greifen wir nochmals auf das Beispiel des allein im Ellbogengelenk gegliederten Armes zurück, so stellt sich heraus, dass scheinbar sehr einfache Haltungen des Armes, z. B. die, bei welcher der Oberarm vertical nach unten hängt und der Unterarm im Ellbogengelenk rechtwinklig gebeugt ist, weder durch einen am Oberarm entspringenden Beugemuskel des Ellbogengelenkes, noch beim Zusammenwirken mehrerer Muskeln dieser Art, noch endlich durch einen der Köpfe des Biceps allein gegen die Schwere gesichert werden können. Das Gleichgewicht kann nur dadurch hergestellt werden, dass sich der Biceps mit nicht über das Schultergelenk hinwegziehenden Beugern zu gemeinsamer Thätigkeit vereinigt.

Hierbei zeigt sich recht deutlich, dass die Resultate der unter sehr

vereinfachenden Annahmen geführten Untersuchungen nicht allgemeine Gültigkeit besitzen; denn würde man den Oberarm durch besondere Kräfte fixirt annehmen, so stellte der als starr aufgefasste Unterarm einen einzigen Hebel dar, und es würde dann natürlich jeder beliebige Beugemuskel des Ellbogengelenkes allein der Schwere in der rechtwinkligen Beugestellung des Unterarmes das Gleichgewicht halten können.

Es ergiebt sich ferner aus dieser Thatsache ein grosser Gewinn für die Muskelstatik:

Wenn der Oberarm fixirt ist und der Unterarm in irgend einer Beugestellung festgehalten werden soll, so ist die Aufgabe, die hierzu nöthige Muskelspannung zu ermitteln, nur so lange eine bestimmte, als es sich um einen einzigen Muskel handelt. Zwei oder mehrere Muskeln könnten in ganz verschiedener Weise gespannt sein und doch das erforderliche resultirende Drehungsmoment auf den Unterarm ausüben. Im Falle mehrerer Muskeln würde daher die mechanische Aufgabe, die für das Gleichgewicht nöthigen Muskelspannungen zu bestimmen, erst lösbar durch Zuhülfenahme irgend einer mehr oder weniger unsicheren Hypothese über die Vertheilung der Spannungen auf die einzelnen Muskeln. Ist dagegen der Oberarm im Schultergelenk beweglich, so wird entsprechend der Thatsache, dass für die meisten Haltungen des Armes nothwendig mehrere Muskeln sich vereinigen müssen, um der Schwere das Gleichgewicht zu halten, das Problem der Bestimmung der gleichzeitigen Muskelspannungen erst bei einer gewissen Anzahl von Muskeln eine einzige bestimmte Lösung zulassen. Die Anzahl dieser Muskeln wird um so grösser sein, je grösser die Anzahl und die Bewegungsfreiheit der im Bereich der Muskeln befindlichen Gelenke ist. Es liegt nun der Gedanke nahe, dass, wenn man alle vereinfachenden Annahmen aufgiebt, also in dem betrachteten Beispiele auch noch dem Radioulnargelenk, dem Handgelenk und den Fingergelenken ihre Beweglichkeit lässt, die Anzahl der vorhandenen Muskeln gerade ausreicht, damit in jeder beliebigen Haltung des Armes gegen die Wirkung der Schwere das Gleichgewicht hergestellt werden kann.

Wenn auch zur Bestätigung dieser Vermuthung erst eine grosse Reihe eingehender Untersuchungen über die Wirkungsweise der einzelnen Muskeln nöthig ist, so ergiebt sich aus dem eben Gesagten doch schon jetzt das Resultat, dass die Muskelstatik ihrem Endziele, die Muskelspannungen zu bestimmen, durch welche der menschliche Körper oder ein Theil desselben gegen die Wirkung anderer Kräfte, wie der Schwere, im Gleichgewicht gehalten werden kann, um so näher kommen wird, je weniger vereinfachende Annahmen sie über die Beweglichkeit und die mechanischen Eigenschaften der einzelnen Körpertheile macht.

Die Untersuchungen der Muskeldynamik sind im Allgemeinen viel

mühsamer und schwieriger als die der Muskelstatik. Dies ist nicht nur dem Umstande zuzuschreiben, dass der Bewegungszustand eines Körpers oder Körpersystems durch viel mehr Grössen bestimmt wird als der Zustand der Ruhe, sondern es ist auch eine Folge davon, dass die Beziehungen zwischen den einzelnen die Bewegung charakterisirenden und bestimmenden Grössen durchweg viel verwickelter sind als die Gleichgewichtsbedingungen.

Was den ersten Punkt anlangt, so kommen zunächst die Geschwindigkeiten und Beschleunigungen der einzelnen Körpertheile als neue Grössen hinzu. Ferner fängt erst jetzt an die Vertheilung der Masse innerhalb eines Körpertheils, so weit sie in den Grössen der Trägheitsmomente ihren Ausdruck findet, eine Rolle zu spielen, während für die Muskelstatik nur die Grösse der Masse des Körpertheiles, die Lage und Art der Gelenke, so wie die Lage des Schwerpunktes und Hauptpunktes innerhalb desselben in Betracht kam.

Um die Beziehungen festzustellen, welche zwischen den Geschwindigkeiten und Beschleunigungen der Körpertheile einerseits und den angreifenden äusseren Kräften, den Muskelspannungen, den Grössen der Massen und Trägheitsmomente und den Gelenk-, Schwerpunkts- und Hauptpunktslagen andererseits bestehen, kann die Muskeldynamik die Hülfe der höheren Mathematik, insbesondere der Methoden der Differential- und Integralrechnung und der Theorien der Differentialgleichungen nicht entbehren. Denn diese Beziehungen sind eben nichts anderes als die Differentialgleichungen der Bewegung des menschlichen Körpers. Da die allgemeine Mechanik bisher die Bewegungen derartig verwickelter Körpersysteme, wie sie die lebenden Organismen darstellen, nicht in den Bereich ihrer Untersuchungen hereingezogen hat, so sieht sich die Muskeldynamik sogar gezwungen, überhaupt erst die Methoden festzustellen, nach denen die Bewegungsgleichungen so complicirter Gebilde gewonnen werden können. Es stellt sich dabei heraus, dass wiederum die Hauptpunkte der einzelnen Körpertheile eine wichtige Rolle spielen, indem sie eine sehr wesentliche Vereinfachung der Ableitung ermöglichen.

Die Bewegungsgleichungen bilden nun den Ausgangspunkt für die Lösung aller Probleme der Muskeldynamik.

Während die allgemeine Mechanik sich vorzugsweise mit Untersuchungen beschäftigt, bei denen die auf einen Körper oder ein Körpersystem einwirkenden Kräfte bekannt sind und die durch dieselben hervorgebrachten Bewegungen ermittelt werden sollen, hat es die Muskeldynamik in ihrem Endziel mit dem umgekehrten Problem zu thun, bei dem die Bewegungen des menschlichen Körpers als bekannt vorausgesetzt werden und die Spannungen der Muskeln, welche diese Bewegungen im Verein mit äusseren Kräften erzeugen, bestimmt werden sollen. Dies lässt sich leicht verstehen, wenn man bedenkt, dass es nur eine Frage der Technik ist, die Bewegungen

des lebenden Körpers, z. B. bei irgend welcher Locomotionsart oder bei der Leistung irgend einer mechanischen Arbeit, so genau zu messen, dass die Geschwindigkeiten und Beschleunigungen der einzelnen Körpertheile für jede Phase der Bewegung bekannt sind, dass es dagegen wohl niemals gelingen wird, die bei irgend einer Bewegung vorhandenen Spannungen der einzelnen Muskeln direct zu bestimmen. Dies ist eben nur auf indirectem Wege unter Zuhülfenahme der Bewegungsgleichungen möglich.

Um dieses Endziel aller Forschung auf muskeldynamischem Gebiete zu erreichen, ist erst eine grosse Anzahl von mechanischen Problemen einfacherer Art zu lösen. Die Bewegungsgleichungen vermitteln in vielen Fällen unmittelbar nur die Kenntniss des resultirenden Drehungsmomentes, mit dem mehrere Muskeln auf die Körpertheile im gegebenen Falle eingewirkt haben. Es muss daher noch den Gegenstand einer besonderen Untersuchung bilden, die Spannungen zu bestimmen, welche diese Muskeln besitzen müssen, um das resultirende Drehungsmoment zu erzeugen. Diese Aufgabe ist den Aufgaben der Muskelstatik analog. Sie wird nur dann Aussicht auf eine bestimmte, einwandsfreie Lösung haben, wenn vorher die specielle bewegende Wirkung der einzelnen Muskeln bei vollständig freier Beweglichkeit aller in Frage kommenden Gelenke festgestellt worden ist.

Dabei ist besonders ein Umstand zu beachten. Da ein Muskel unter anderen auch auf den Körpertheil drehend einwirkt, an welchem sich sein Ursprung befindet, so ergiebt sich hieraus die Folgerung, dass derselbe auch auf Gelenke einen Einfluss ausübt, über welche er garnicht hinwegzieht.

Nehmen wir z. B. irgend einen am Femur entspringenden Muskel, etwa den Gastrocnemius. Derselbe wird bei seiner Contraction nicht nur den Fuss und den Unterschenkel, sondern auch den Oberschenkel drehen. Dies heisst aber nichts anderes, als dass er eine Aenderung der Gelenkstellung im Hüftgelenk bewirkt. Desgleichen wird ein am Oberarm entspringender Beugemuskel oder Streckmuskel des Ellbogengelenkes auf das Schultergelenk einwirken, und so fort. Dass diese Thatsache, von der man sich leicht durch Versuche überzeugen kann, bisher nirgends berücksichtigt worden ist, folgt wieder aus dem Umstande, dass man bei Betrachtungen über die Wirkungsweise der Muskeln den Ursprung gewöhnlich als fixirt angenommen hat. Man wird sich in den Lehrbüchern der Physiologie und Anatomie bei der Aufzählung aller Muskeln, welche auf ein bestimmtes Gelenk einwirken, vergeblich nach solchen umsehen, welche gar nicht über dasselbe hinwegziehen; und doch gehören Muskeln dieser Art hinzu!

Es ist nun meist die Wirkung auf die Gelenke überhaupt zu sehr in den Vordergrund gestellt worden. Ein Muskel wirkt aber in erster Linie auf die als starre Massen aufgefassten Körpertheile drehend ein. Die Wirkung

auf die Gelenke ist erst secundär; sie ist eine Folge der verschiedenen drehenden Einwirkungen des Muskels auf die beiden durch das Gelenk verbundenen Glieder.

Daher hat die Muskeldynamik vor allen Dingen die bewegenden Einwirkungen sämmtlicher Muskeln auf die einzelnen Körpertheile festzustellen, bevor sie an die umgekehrte Aufgabe herantreten kann, den Antheil zu bestimmen, welchen die Muskeln durch ihre Spannungen an der Hervorbringung bestimmter Bewegungen des lebenden Körpers nehmen.

Von der Fülle der Aufgaben, welche in der kurzen Zeit nur in ganz groben Umrissen skizzirt werden konnten, ist bisher nur ein verschwindend kleiner Theil gelöst worden. Wir haben daher in der Muskelmechanik ein weites, nur an wenigen Stellen bebautes Feld vor uns, das mit den rechten Mitteln und mit Ausdauer bearbeitet reiche Früchte verspricht. Diese Arbeit ist um so lohnender und dankbarer, als die Resultate einer jeden mit den exacten Mitteln der Mechanik geführten Untersuchung innerhalb der durch die vereinfachenden Annahmen gesetzten Grenzen den Stempel der Sicherheit an sich tragen.

Ueber die Innervation des Zahnbeines.[1]

Eine Studie

von

Michael Morgenstern,
Zahnarzt.

(Hierzu Taf. XVI.)

I. Theil.

Die Frage über die Innervation des Zahnbeines ist bisher noch eine offene geblieben. Die Mittheilungen von Boll über das Vorkommen von Nervenfasern zwischen den Odontoblasten an den stets fortwachsenden Nagezähnen des Kaninchens und ihr Eindringen in's Zahnbein, sind von Anderen nicht hinreichend bestätigt worden. Die ersten einwandfreien Abbildungen über die Nervenendigungen zwischen den Odontoblasten gab Retzius.[2] Doch auch er konnte das Eindringen der Nervenfasern in das Zahnbein nirgends sehen, obwohl er bei Anwendung der Golgi-Methode beim Aale, Gobius und Gastrosteus ein Schwarzfärben der Zahnbeinfasern erzielte. Etwas früher als Retzius machte ich die ersten Mittheilungen über das Vor-

---

[1] Die Zahnbeinnerven sind seit Langem und von vorzüglichen Forschern gesucht worden. Nachdem man schliesslich angefangen hatte, an deren Existenz zu verzweifeln, bringt der Aufsatz von Hrn. Morgenstern neue Aussichten und jedenfalls eine kräftige neue Anregung zur Wiederaufnahme der Forschung. Hr. Morgenstern glaubt nicht nur Nervenfasern, sondern auch Nervenzellen im Zahnbein aufgefunden zu haben. Das klingt etwas befremdend, denn als den Sitz sensibler Nervenzellen pflegen wir die Spinalganglien anzusehen. Da wir indessen auch bei höheren Wirbelthieren in den Riechzellen peripherisch liegende Nervenzellen kennen, so dürfen wir die Möglichkeit, dass auch im Zahnbein solche peripherische Nervenzellen vorhanden sein können, nicht in Abrede stellen. Jedenfalls handelt es sich bei den von Hrn. Morgenstern gesehenen Dingen um Elemente, die bis jetzt unbeachtet geblieben und die der intensiveren Durchforschung werth sind. His.

[2] G. Retzius, *Biologische Untersuchungen*. 1892. Bd. IV. Neue Folge. S. 65. Taf. XVII, Figg. 7—10.

kommen von Nerven in den harten Zahnsubstanzen,[1] denen vier Jahre später ein neuer Beitrag von mir folgte.[2] Bei meinem Verfahren kam die Nissl'sche Fuchsinfärbungsmethode zur Anwendung; wegen der starken Mitfärbung anderer, nicht nervöser Bestandtheile am Zahnbeine, gestaltet sich die Nervenfärbung nicht differencirt genug; ich verliess diese Methode daher und fand nach fortgesetzten Versuchen in der Golgi-Methode, besonders in der Modification von Ramon y Cajal vorläufig das beste Verfahren, die Nerven der harten Zahnsubstanzen festzustellen.

Als Objecte dienten mir Zähne vom Menschen, Schaf, Kalb, Rind, Schwein, Katze, Maus, Blindschleiche, Eidechse und Hecht. Es wurden nur absolut frische und gesunde Zähne von Neugeborenen und von jungen Individuen benutzt.

Methode.

Grosse Zähne (Wiederkäuer) werden sofort in mehrere Theile zerlegt, und zwar entweder mit der scharfen Schneidezange oder es wird der Schmelz an einer oder mehreren Stellen der Krone rings um den Zahn herum mit einer dünnen Corundum- oder Diamantscheibe vermittelst der zahnärztlichen Bohrmaschine durchschnitten und das darunter liegende Zahnbein mit der Laubsäge durchsägt. Bei Zähnen, die sich wegen ihrer Kleinheit weder mit der Zange noch der Säge behandeln lassen, wird der Schmelz bis zur Zahnbeingrenze fortgeschliffen. Hierauf werden die Objecte in die von Ramon y Cajal empfohlene Chromsalz-Osmiumlösung gebracht, in der sie im Dunkeln unter Erneuerung der Flüssigkeit drei bis zehn Tage liegen bleiben. Abspülen in 0·25 procentiger Höllensteinlösung und Uebertragen in eine 0·75 procentige Höllensteinlösung, in der sie beliebig lange liegen bleiben können. — Für grössere Zähne ist es empfehlenswerth, keine Schliffe, sondern mit einem geraden, scharfen Grabstichel sehr dünne Spähnchen herzustellen. Die von der Oberfläche entnommenen Spähnchen sind meistens unbrauchbar wegen der starken Silberniederschläge; unmittelbar unter der Oberfläche erhält man jedoch die schönsten Praeparate. Die Spähnchen kommen kurze Zeit in 40 procentigen Spiritus, dann in Alcohol absol., hierauf in Carbol-Xylol; von diesem aus bringt man sie auf ein mit Canadabalsam bestrichenes Deckgläschen; um das lästige Zusammenrollen der Spähnchen zu überwinden, muss der Canadabalsam sehr steif sein. Das Deckgläschen mit dem Praeparat nach unten wird vermittelst an den vier Ecken aufgeklebter Glasperlen auf einem Objectträger befestigt. — Bei kleineren Objecten (Maus, Blindschleiche etc.) fertigt man Schliffe an. Zur

[1] *Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde.* Jahrg. 1891. Bd. IX. S. 436

[2] *Ebenda.* Jahrg. 1895. Bd. XIII. S. 109.

Anfeuchtung während des Schleifens bediene man sich einer 40procentigen Alkohollösung; die Weiterbehandlung geschieht wie bei den Spähnchen. Sollte die Höllensteinwirkung nicht bis zur Tiefe des Schliffes eingedrungen sein, so muss das Praeparat noch einmal für einige Tage in die Chromsalz-Osmiumlösung gebracht und hierauf wieder mit Arg. nitr. behandelt werden. Ist die Oberfläche des Praeparates schwarz geworden, so muss letzteres an beiden Seiten von neuem abgeschliffen werden.

I. Das Durchtreten der Nerven durch die Odontoblastenschicht.

Die wichtige Frage, ob die Nerven der Zahnpulpa durch die Odontoblastenschicht hindurchgehen, konnte ich durch die Bethe'sche Modification der Methylenblaufärbung, durch das Verfahren von Nikiforoff und durch eine Formol-Osmiumsäure-Ameisensäure-Methode im positiven Sinne lösen.

An den sogenannten Pulpahörnern oder richtiger dem Pulpakamm bei noch in der Entwickelung begriffenen Zähnen neugeborener Kälber und Menschen liegen überall zwischen den nur unvollkommen zu Odontoblasten verschmolzenen Elementarzellen (umgeprägte Mesodermzellen) Nervenfibrillen; diese bilden dichte Parallelzüge und senden reichliche Seitenästchen zwischen die reihenweise nebeneinander gestellten Elementarzellen. Die letzteren sind nach der Bethe'schen Methylenblaufärbung hellblau, nach Nikiforoff's Methode roth und ihre durch Aufnahme von dentinogener Substanz bereits theilweise in der Auflösung begriffene Zellkörper werden förmlich von Fäserchen eines intercellulären Netzwerkes umflochten; diese erweisen sich durch starke Blaufärbung (Bethe) bezw. blauviolette (Nikiforoff) Färbung und ihr Heraustreten aus Nervenbündeln als integrirende Bestandtheile des die Pulpa erfüllenden Nervensystemes (s. Fig. 6, Taf. XVI).

Ich hatte bereits früher nach der von Ciaglinski angegebenen und anderen Anilinblaumethoden (Stroebe) Dentinkeime von menschlichen und thierischen Foeten behandelt und es war mir aufgefallen, dass sich die Fibrillen der Weil'schen Schicht blau wie Axencylinder, aber die dentinogene Substanz gleichfalls blau färbte. Aus diesen Praeparaten konnte ich somit nicht beweisen, dass diese Fibrillen und ihre Ausläufer, die zwischen die noch nicht conjugirten Elementarzellen treten, Nerven seien. Wo sich Odontoblasten gebildet haben, traten an ihnen in ziemlich bestimmten Abständen sehr häufig blaue, schmale Querleisten auf,[1] durch welche erstere wie in Segmente zerfallen erscheinen. Ich hielt diese feinen blauen Streifen für dentinogene Substanz, die sich in dieser Form in den Odontoblasten bilde.

---

[1] Entwickelungsgeschichte der Zähne, in Scheff's *Handbuch der Zahnheilkunde*. Bd. I. S. 280—281.

Erwin Hoehl[1] hat diese Erscheinung gleichfalls wahrgenommen; er deutet jedoch diese Querleisten richtig als Fibrillen des intercellulären Netzes. Dass dieses Netz grösstentheils aus Elementen des Nervensystemes gebildet wird, konnte ich nun mit voller Bestimmtheit durch die oben angeführten Methoden feststellen.

Der periphere Theil der Odontoblasten ist durch Durchtränkung mit dentinogener Substanz und Kalksalzen bereits so stark verändert, dass es so gut wie unmöglich ist, die morphologischen Bestandtheile dieser Schicht zu erkennen; die ungünstigen Lichtbrechungsverhältnisse lassen dort keine Structuren erkennen und gegen chemische Reagentien verhält sich diese Schicht um so indifferenter, je mehr sie sich dem Zeitpunkte der definitiven Umformung in Zahnbein nähert. Die meisten Nervenfasern, die man nur bis zum peripheren Saume der Odontoblasten verfolgen kann, können daher nur aus optischen Ursachen nicht bis in's Zahnbein hinein verfolgt werden; dass sie thatsächlich die ganze Odontoblastenschicht durchdringen, kann man besonders durch die Färbemethode von Nikiforoff feststellen und durch die Thatsache ihres Vorhandenseins im Zahnbeine.

II. Die Nerven des Zahnbeines.

Um nach der Methode des Ramon y Cajal im Zahnbeine Nerven feststellen zu können, muss man sich vor Allem mit den Färbungsverhältnissen bekannt machen, die zwischen den Chromsilbersalzen und dem Zahnbeine bestehen. Zuvörderst sei bemerkt, dass die Ergebnisse der Einwirkungen dieser Reagentien sehr verschieden sind selbst bei genau derselben Anwendungsweise und der gleichen Zeit der Einwirkung; ferner, dass das Praeparat an verschiedenen Stellen der Einwirkungssphäre sehr differente Resultate zeigt. Jahrelang nach dieser Richtung hin fortgesetzte Versuche ergaben jedoch eine Reihe übereinstimmender Erscheinungen, mit denen man sich vertraut machen muss, um zur Erkenntniss der Nerven im Zahnbeine zu kommen.

1. Die Färbung der v. Ebener'schen Fibrillen. Diese Fibrillen werden entweder gar nicht gefärbt oder sie erscheinen hell weingelb oder tief rothbraun mit einem Stich in's Grünliche. Im letzteren Falle (Fig. 1 *E.F.*, Taf. XVI) zeigen sie eine punktirte Structur oder genauer: es wechseln helle und dunkle Feldchen regelmässig miteinander ab.

2. Die Grundsubstanz. Sie bleibt entweder farblos oder es tritt eine differencirte Färbung der Primitivbälkchen oder Dentinsäulen ein mit

[1] Erwin Hoehl, Beitrag zur Histologie der Pulpa und des Dentins. *Dies Archiv.* Anat. Abthlg. 1896. S. 38 und 44.

oder ohne Markirung der v. Ebener'schen Fibrillen. Ich verstehe unter Primitivbälkchen oder Dentinsäulen das directe Verzahnungsproduct der sogenannten Odontoblasten. Im Vasodentin junger Hechtzähne treten bekanntlich im mittleren Theile des Zahnes (Axentheil nach Sternfeld[1]) in meistens gerader Richtung verlaufende Dentinsäulen zwischen den Gefässen auf; Sternfeld lässt diese Primitivbälkchen aus Fibrillen bestehen. Nach meinen Beobachtungen findet man diese Bälkchen oder Säulen aber nicht nur im Vasodentin, sondern in jedem gewöhnlichen Zahnbein, das einige Zeit mit Chromsalzen und Osmiumsäure oder mit sehr verdünnter Holzessiglösung behandelt worden ist. Um sie wahrzunehmen, darf man jedoch keine Schliffe, sondern nur mit einem scharfen, geraden Grabstichel dünne Spähnchen herstellen. Diese Bälkchen verlaufen nur im Kronentheil in entsprechender Richtung wie die Dentincanälchen, haben jedoch im Wurzeltheile an vielen Stellen eine von dieser sehr abweichende Richtung, so dass sie von den Canälchen oft unter den verschiedensten Winkeln durchkreuzt werden. Jedes Bälkchen besteht aus v. Ebener'schen Fibrillen, die jedoch nicht immer markirt sind, selbst wenn die ersteren tief braunroth gefärbt sind. Jedes Bälkchen spaltet sich nach der Peripherie (Cement- und Schmelzgrenze) zu in schmälere Theilbälkchen, die oft bündelartig angeordnet sind. Die Bälkchen färben sich weingelb bis tief rothbraun mit einem Stich in's Grünliche wie die Fibrillen (Fig. 2 *P. B.*, Taf. XVI).

3. Die Dentincanälchen. Dieselben bleiben farblos oder werden tief braunroth (Fig. 1 *D. K.*, Fig. 3 *D. C.*, Taf. XVI). Häufig markirt sich die Neumann'sche Scheide von dem eigentlichen, ungefärbten oder mehr oder weniger diffus gefärbten Inhalte der Canälchen, indem in einer kurzen Entfernung vom Rande der letzteren an jeder Seite eine scharf markirte braune Linie verläuft (Fig. 3 *N. S.*, Taf. XVI).

4. Der Inhalt der Dentincanälchen. Er zeigt die grössten Mannigfaltigkeiten. Wir treffen bald eine homogene, tief braune Masse, die häufig von dunkleren Linien durchkreuzt wird, bald eine graugelbliche, blasse, glasartige, mehrfach durch Einschnürungen unterbrochene bandartige Substanz. In anderen Fällen bleibt der Inhalt ungefärbt und unsichtbar. Gegen den Schmelz oder die Cementsubstanz zu treten in den dort schmäler gewordenen Canälchen häufig schwarze Querbänder von verschiedener Breite auf, die in ziemlich regelmässigen Abständen wie Ringe das Canälchen umschliessen. In den im Uebrigen farblos gebliebenen Canälchen werden häufig kernartige, schwarze, länglich runde oder walzen-

[1] A. Sternfeld, Ueber die Structur des Hechtzahnes, insbesondere die des Vasodentins. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XX. S. 395—397.

förmige Gebilde sichtbar, die am deutlichsten an den ganz an der Oberfläche des Praeparates liegenden Canälchen und an den meisten anderen, die durch die Schliffrichtung nur in einer kurzen Strecke ihrer Länge getroffen sind, zur Ansicht kommen (Figg. 3 u. 4 *N. K.*, Taf. XVI). Viele Canälchen, die im Uebrigen leer erscheinen und Continuitätsunterbrechungen zeigen, lassen an diesen Stellen schwarze Fasern heraustreten. In zahlreichen Canälchen treten schwarze Fasern von verschiedener Länge und Stärke auf. Nur selten lässt sich eine solche Faser durch die ganze Länge des Canälchens verfolgen; meistens tritt sie nach einer gewissen Strecke als Seitenästchen aus dem Canälchen heraus und verläuft intertubulär weiter.

5. Die Odontoblasten. Dieselben verhalten sich absolut indifferent gegen die Silbereinwirkung.

6. Die jüngste Zahnbeinschicht. Sie färbt sich intensiv braun oder schwarz und lässt keine Differencirungen wahrnehmen. Bei Praeparaten, die weniger direct der Höllensteinwirkung ausgesetzt waren, ist diese Schicht heller und lässt Dentincanälchen und Nervenfasern bis zur centralen Grenze, aber nicht über dieselbe hinaus erkennen.

Die allgemeine Vertheilung der Nerven im Zahnbeine.

Die im Zahnbeine nach der Silbermethode in die Erscheinung tretenden Nerven stellen schwarze Fasern von sehr verschiedener Länge und Dicke vor. Durch ihre intensive schwarze Farbe und verschiedene den Nerven charakteristische Eigenthümlichkeiten — abgesehen von ihrer Entwickelungsgeschichte, die ich in einer besonderen Abhandlung zu veröffentlichen gedenke — lässt die Identität dieser Fasern mit Nervenfasern keinen Zweifel mehr zu.

In Bezug auf den Reichthum oder die Zahl der Nerven ist wohl kein Theil des Zahnes vor dem anderen wesentlich ausgezeichnet; wohl aber in Bezug auf die Art der Vertheilung. Die Dentincanälchen sind meistens die Behälter der längeren Nervenfasern; es kommen aber viel mehr Nervenfasern vor, die nicht in den eigentlichen Dentincanälchen, sondern zwischen diesen verlaufen, und zwar in gleicher, in annähernd derselben und in ganz verschiedenen Richtungen mit ihnen (Figg. 1 u. 3, Taf. XVI).

Die gleiche Richtung mit den Dentincanälchen wird hauptsächlich im Kronentheile der Zähne eingehalten; es ist deshalb schwieriger dort Nerven von anderen fibrillären Bestandtheilen zu unterscheiden, als z. B. im Wurzeltheile. Aber selbst im Kronentheile haben wir — wenn es nur auf die allgemeine Feststellung von Nerven überhaupt ankommt — an den Längenverhältnissen der letzteren neben der Schwarzfärbung stets einen Fingerzeig

für die richtige Beurtheilung. Obwohl zahllose Nerven in den Canälchen und zwischen ihnen bis zur Schmelzgrenze verlaufen, so tritt eine beträchtliche Zahl von ihnen nur eine kurze Strecke in's Zahnbein, biegt sich in kleineren und grösseren Bögen unter den verschiedensten Winkeln um, um wieder eine Strecke zurückzulaufen und erst dann oder sich gleich in einige feinere Aestchen zu theilen (Fig. 1, Taf. XVI).

Die nicht dem Nervensysteme angehörenden Seitenästchen der Dentincanälchen sind stets nur kurz, bleiben braun oder farblos und überschreiten die Grenzen der benachbarten Canälchen nur wenig oder meistens gar nicht. Die Seitenästchen der Nervenfasern sind jedoch an diese Grenze nicht gebunden und erstrecken sich seitlich oft über zehn, zwanzig und mehr Dentincanälchen (Fig. 1, Taf. XVI).

In der Wurzel ist die Vertheilung der Nerven eine von der der Krone etwas verschiedene, zumal in der Wurzel ausgebildeter Zähne. Entsprechend wie ich in der Wurzelpulpa der Zähne ein radiär (in gleicher Richtung mit den Dentincanälchen) und ein axial verlaufendes System von Nervenfasern festgestellt habe, verläuft ein Theil der Nerven mit den Dentincanälchen in gleicher Richtung, während der andere in der Längsrichtung (axial) der Wurzel verläuft (Fig. 5, Taf. XVI). Dieser Typus besteht aber auch in der Krone, und zwar je nach Form und Länge derselben nur bis zum Zahnhalse oder über diesen hinaus.

Die Anordnung und Configuration der Fasern.

Die Nervenfasern sind nach drei verschiedenen Typen im Zahnbeine angeordnet: 1. als Gruppen von Fasern, 2. als Einzelfasern, 3. als Geflechte von Fasern.

1. Es treten zu Bündeln vereinigte Gruppen von Fasern auf. Die besten Untersuchungsobjecte hierfür sind schaufelförmige Schneidezähne (Rind), und zwar junge Ersatzzahne. Macht man durch einen solchen Zahn einen Frontalschliff etwas lingualwärts von der Mitte der Krone, so trifft man in ziemlich regelmässigen Abständen Faserbündel, die sich nach der Golgi-Methode als Nervenfasern kennzeichnen. In Rinderzähnen liegen zwischen ihnen sogenannte Interglobularräume, deren directe Entstehung aus Blutgefässen ich schrittweise nachweisen konnte. Gegen die Pulpa zu enthalten diese Räume noch zahlreiche Capillaren, die im Zahnbeine noch längere Zeit nach der Ausbildung der Krone functioniren; es besteht daher dort Vasodentin; dasselbe lässt sich noch in älteren Rinderzähnen nach der Umprägung der Gefässe in sogenannte Interglobulärräume aus der Erhaltung der Gefässcontouren feststellen. Die Nervenbündel zwischen ihnen können jedoch nur an jungen Zähnen nachgewiesen

werden. Sämmtliche Gruppen von Nervenbündeln und Gefäss-Interglobularräumen liegen in schaufelförmigen Zähnen in einer Ebene, die an Horizontalschliffen sichelförmig erscheint. Man kann daher mit Recht von einer Nervenplatte sprechen, die in der Mitte solcher Zähne liegt.

Eine gruppenweise Anordnung der Nervenfasern findet man auch in der Wurzel. Auch hier sind Wiederkäuerzähne brauchbare Objecte, zumal die Wurzeln junger Kälber. Während man an diesen die bündelweise Anordnung vieler Nervenfasern des radiären Systemes bequem beobachten kann, eignen sich zur Veranschaulichung der entsprechenden Anordnung der Fasern des axialen Typus am besten die Backenzähne von Mäusen (Fig. 5, Taf. XVI). Die Nerven verlaufen hier genau so wie die axialen Fasern parietaler Lage in der jugendlichen Wurzelpulpa der Kalbszähne.

2. Eine noch allgemeiner verbreitete Vertheilung zeigen die bündellos verlaufenden Nervenfasern. Es ist bereits erwähnt worden, dass viel mehr Nervenfasern ausserhalb der Dentincanälchen als in diesen verlaufen. Am besten überzeugt man sich hiervon an Querschliffen der Krone. Aber auch jeder Längsschliff zeigt zwischen den Canälchen einzelne Nervenfasern in grosser Anzahl. Diese anastomosiren durch ihre sich baumartig vertheilenden Ausläufer vielfach mit den intratubulären Fasern und es kommt häufig vor, dass eine intertubuläre Nervenfaser in ein Dentincanälchen tritt und sich intratubulär fortsetzt (Fig. 3, Taf. XVI).

3. Bei der sehr grossen Zahl der in der jungen Pulpa axial verlaufenden Nervenfasern fiel es mir häufig auf, dass ich im Zahnbeine eine verhältnissmässig geringe Menge von Nervenfasern dieser Richtung fand. Der Grund dieser Erscheinung löste sich jedoch bald in überraschender Weise auf. Beobachtet man die nach der Silbermethode behandelten seitlichen Ausläufer der in der Wurzel vorkommenden Nervenfasern des radiären Typus, so findet man, dass ein grosser Theil derselben nicht allein die gleiche axiale Richtung hat, sondern überhaupt in einer Linie liegt, die nur durch das Dazwischentreten bestimmter Dentincanälchen unterbrochen wird. Die in einer Linie liegenden scheinbaren seitlichen Ausläufer radiärer Nervenfasern sind daher Bestandtheile axialer Nervenfasern, die aber sehr häufig mit radiären Nervenfasern sowohl intra- als intertubulär anastomosiren, ebenso wie intertubulär verlaufende Fasern sich durch das Eintreten in Dentincanälchen mit intratubulären Fasern vereinigen. Es entsteht durch die Vereinigung der Fasern des axialen und radiären Typus ein Nervengeflecht, das die ganze Zahnwurzel erfüllt, aber in ihrem der Pulpa zugewandten (centralen) Abschnitt stärker ausgeprägt ist als in ihrem peripheren Theile.

Ich kann nicht mit voller Bestimmtheit behaupten, dass auch im Kronentheile der Zähne ein derartiger Nervenplexus besteht. Die Nerven-

fasern der Krone sind die directen Ausläufer der grossen im centralen Theile der Pulpa axial verlaufenden Nervenbündel; hier haben daher die axialen und radiären Fasern die gleiche Richtung, entsprechend dem Verlaufe der Dentincanälchen. Die zahllosen seitlichen Ausläufer der Nervenfasern des Kronentheiles anastomosiren vielfach mit einander; meistens verästeln sie sich jedoch baumförmig und lassen ihre feinsten Endäste frei endigen; allerdings werden letztere so dünn, dass man sie bei den stärksten Vergrösserungen nur als feinste Linien erkennen kann, so dass es nicht ausgeschlossen ist, dass diese sich doch schliesslich durch noch feinere, unserer Wahrnehmung sich entziehende Fäserchen untereinander zu einem Plexus vereinigen.

Diese Vermuthung spreche ich aus, weil an einzelnen Stellen der Zahnkrone thatsächlich ein feinstes Nervengeflecht ganz kurzer Fasern auftritt. Derartige Stellen sind das periphere Zahnbein direct unter der Schmelzgrenze besonders bei Zähnen von Wiederkäuern. Diese, als Globularschicht gewöhnlich beschriebene Schicht, besteht aus einer Grundsubstanz, die keine Primitivbälkchen noch die v. Ebener'schen Fibrillen enthält; die Elementarzellen haben sich dort nicht zu Odontoblasten verbunden, aus denen Dentinsäulchen hervorgehen, sondern sich direct in Zahnbeingrundsubstanz umgeformt; das ursprüngliche intercelluläre Netzwerk ist daher zwischen den globulären Zahnbeinpartikelchen in unveränderter Weise erhalten geblieben und kann besonders durch Fuchsin (Nissl's Methode) oder Silbereinwirkung zur Darstellung gebracht werden. Die intensive Schwarzfärbung eines grossen Theiles dieses Faserwerkes und der unmittelbare Zusammenhang vieler seiner stärkeren Fasern mit Nervenfasern der Zahnkrone lässt über die Natur des Geflechtes keinen Zweifel mehr gelten. Es besteht somit an der Schmelzgrenze ein feinster moosartiger Nervenplexus.

Die Structurverhältnisse der Nerven und die Ranvier'schen Zellen.

Die Nervenfasern des Zahnbeines haben einen wellenförmigen Verlauf, dichotomische Theilungen und baumartige Verästelung der Endfasern unter fortwährender Dickenabnahme. Die Endäste zeigen häufig eine pinselförmige Ausstrahlung. Die Fasern, besonders die feineren, haben meistens feinere und gröbere Anschwellungen, die bald punktartig, bald ringförmig erscheinen, häufig aber auch als längliche Verdickungen auftreten (Fig. 4, Taf. XVI).

Während sich in vielen Dentincanälchen keine Nervenfasern färben, sprechen doch eine Anzahl von Merkmalen dafür, dass die Einwirkung der Silberlösung nur aus örtlichen Hindernissen ausgeblieben ist, dass jedoch in den scheinbar leeren Canälchen und Intertubularstrecken meistens Nerven

vorhanden seien. So findet man sehr oft, dass dort, wo ein ganz blasses Dentincanälchen aufhört, indem es durch den Stichel oder den Schleifstein in Folge seiner welligen Configuration angeschnitten worden ist, eine schwarze Faser oder deren mehrere heraustreten (Fig. 4, Taf. XVI). Ueberhaupt findet man selten, selbst in Praeparaten, die zahlreiche Axencylinder in Dentincanälchen zeigen, dass ein solcher in seinem ganzen Verlaufe erscheint; meistens sieht man ihn nur auf kurze Strecken, und zwar am deutlichsten zwischen zwei mitgefärbten Kernen (Figg. 3 u. 4, Taf. XVI).

Dass Kerne in den Dentincanälchen vorkommen, mag manchem Odontologen wunderbar vorkommen, besonders denjenigen, die sich von der alten Odontoblastentheorie nicht trennen können. Ich habe im Frühjahre vorigen Jahres in mehreren anatomischen Instituten Kerne in den Dentincanälchen demonstrirt; damals jedoch nur an Schliffpraeparaten, die ich nach einer besonderen Sublimat-Haematoxylin-Methode behandelt hatte. Erst in diesem Jahre ist es mir gelungen, diese Kerne auch an Praeparaten von entkalkten Zähnen zur Anschauung zu bringen.

Bei der Anwendung von Farbstoffen auf die Dentincanälchen kommt die Capillarattraction ihrer Wandungen in störendster Weise zur Geltung; die Farbstoffe werden von dieser mit einer Kraft festgehalten, die im umgekehrten Verhältniss zu ihrer Dicke, im directen zu ihrer Länge steht. Diese Kraft ist nach meinen Untersuchungen in Röhren von einem Querschnitte von 5 μ und darunter bei einer nicht genau zu bestimmenden Länge stärker als die chemische Affinität zwischen Kern und Farbstoff. Wenn Kerne oder Kernreste in den Dentincanälchen vorkommen, können sie an Längsschnitten daher nur unter ganz bestimmten physikalischen Bedingungen gefärbt werden. Man erhält jedoch Kernfärbungen, wenn man die Länge der Dentincanälchen abkürzt durch Schrägschnitte oder Querschnitte. Zur Darstellung der Kerne in den Dentincanälchen eignen sich nur junge Zähne mit weiten Dentincanälchen; die besten Untersuchungsobjecte sind menschliche Bicuspidaten kurz nach ihrem Durchbruch, junge Schneidezähne von Rindern und die Unterkieferzähne ganz junger Hechte (Randdentin); die besten Resultate erzielte ich nach Sublimat-Alkoholhärtung, Entkalkung in v. Ebener'scher Flüssigkeit und Färbung nach van Gieson und mit Thionin; am leichtesten aufzufinden sind die Kerne in den der Pulpa nahe liegenden Abschnitten des Zahnbeines.

Nach ihrer Färbung, Form und Lage in den Dentincanälchen glaube ich zwei verschiedene Arten von Kernen bezw. Zellen in den Canälchen unterscheiden zu müssen: 1. Endothelzellen, 2. Ranvier'sche Zellen. Die ersteren sind wandständig, liegen mehr oder weniger in der Neumann'schen Scheide; sind flach und spindelförmig; die Ranvier'sche Zellen liegen im Lumen der

Dentincanälchen, seitlich oder in der Mitte, sind walzenförmig oder länglich rund. In den mit Höllenstein behandelten Praeparaten treten nur die letzteren als schwarze Kerne in die Erscheinung und stehen meistens mit Axencylindern in Zusammenhang. Es ist auffallend, dass häufig in einem Canälchen Kerne gefärbt wurden, ohne dass eine intratubuläre Nervenfaser sichtbar ist, in diesem Falle hängt aber der Kern fast ausnahmslos mit einer intertubulär verlaufenen Nervenfaser zusammen, die in fast unmittelbarer Nähe des Kernes durch die Neumann'sche Scheide tritt (Fig. 3, Taf. XVI).

Wo die Kerne in den Dentincanälchen mitgefärbt wurden, traten sie in sehr regelmässigen Abständen auf (Figg. 3 u. 4, Taf. XVI). In vielen Canälchen zeigen sich unzweifelhaft Einschnürungen, genau an den Stellen, wo Kerne liegen (Maus, Rind, Hecht). Dass im Zahnbeine nicht nur marklose, sondern stellenweise auch markhaltige Nervenfasern vorkommen, konnte ich an jungen mit Osmiumsäure behandelten Schneidezähnen von Rindern mehrfach beobachten.

Ich erwähnte bereits oben, dass die in den Wurzeln der Zähne axial verlaufenden Nervenfasern vielfach in Dentincanälchen treten und daher wie Seitenäste der radiären Fasern erscheinen. An Zähnen, die nach Sublimat-Alkoholhärtung (ohne Entkalkung) mit Fuchsin (Nissl) behandelt wurden, treten an diesen Stellen regelmässig Verdickungen der Nervenfasern auf; die Ranvier'schen Zellen kann man durch diese Methode nicht zur Darstellung bringen; dennoch glaube ich, wenn ich die Fuchsinpraeparate mit den Silberpraeparaten vergleiche, annehmen zu müssen, dass den Verdickungen der mit Fuchsin behandelten Nervenfasern die Kerne in meinen Silberpraeparaten entsprechen. Die Uebereinstimmung in Bezug auf Lagerung und Zusammenhang zwischen Canälchen, Kernen und Fasern ist jedenfalls eine genaue. Die Ranvier'schen Zellen sind die Ernährungscentren für die Nervenfasern; in den Zähnen liegen die ersteren in den Dentincanälchen, selbst wenn die Fasern intertubulär verlaufen. Durch diese Thatsachen erhalten die Dentincanälchen ihre physiologische Bedeutung, sie sind die Behälter von Saftgängen, welche die zur Erhaltung der Vitalität nothwendige Ernährungsflüssigkeit für das Zahnbein enthalten. Die von mir in den Neumann'schen Scheiden nachgewiesenen Endothelzellen geben diesen Saftgängen die Bedeutung von lymphatischen Gängen. Für die Zellen der Dentinnerven ist es nun ausserordentlich wichtig, dass sie in den Canälchen selbst liegen, sie werden dadurch unmittelbar von dem Ernährungssafte umspült, während sie bei einer intertubulären Lagerung vom Stoffwechsel ausgeschlossen sein würden. — Ich möchte hier nur darauf hinweisen, dass durch diese neuen histologischen Feststellungen eine Reihe pathologischer Erscheinungen erklärt werden könnten, für die wir bisher keine Deutung

hatten, nämlich das Auftreten von Hyperaesthesien und Analgesien des Zahnbeines bei sonst normaler Beschaffenheit der Zahnpulpa.

Ueber besondere Endigungen der Nerven im Zahnbeine, Nervenzellen und einige besondere Nervenendorgane, die ich gefunden zu haben glaube, sind meine Untersuchungen noch nicht abgeschlossen.

Schlussresultate.

1. Die Odontoblastenschicht wird nach den verschiedensten Richtungen hin von Nervenfasern durchzogen; dieselben sind bereits als intercelluläre Nervenfibrillen zwischen den Elementarzellen (Mesodermzellen) vorhanden gewesen, aus welchen die Odontoblasten durch Umprägung und Verschmelzung hervorgegangen sind.

2. Das Zahnbein ist in allen seinen Theilen innervirt.

3. Die Nerven des Zahnbeines verlaufen theilweise in den Dentincanälchen (intratubuläre Fasern), theilweise in der Zahnbeingrundsubstanz ausserhalb der ersteren (intertubuläre Fasern); die letzteren sind zahlreicher.

4. Im Kronentheile haben die meisten Nervenfasern die gleiche Richtung mit den Dentincanälchen; am Zahnhalse und in der Wurzel zeigen sie einen doppelten Typus, indem ein Theil mit den Dentincanälchen gleich gerichtet ist (radiäres System), ein anderer parallel mit der Längsaxe des Zahnes verläuft (axiales System).

5. Die Nervenfasern des Zahnbeines haben einen wellenförmigen Verlauf, zeigen vielfache dichotomische Theilungen und baumartige Verästelungen; ihre Länge und Stärke ist sehr verschieden. Die meisten intratubulär verlaufenden Nervenfasern erreichen die Schmelz- bezw. Cementgrenze; die intertubulär verlaufenden sind meistens kürzer.

6. Häufig treten intertubulär verlaufende Nervenfasern sowohl vom axialen als vom radiären Typus in Dentincanälchen und setzen sich dort weiter als intratubuläre Fasern fort oder anastomosiren mit ihnen an den Eintrittsstellen.

7. Die meisten Aestchen der Zahnbeinnerven scheinen frei zu endigen.

8. Durch die Anastomosen der Fasern des axialen und des radiären Typus entsteht in der Wurzel ein ziemlich weitmaschiger Nervenplexus, der sich bis über den Zahnhals hinaus erstreckt. In der Granulärschicht unmittelbar unter dem Schmelze besteht ein feinfaseriger moosartiger Plexus.

9. In vielen Dentincanälchen treten in ziemlich regelmässigen Abständen Ranvier'sche Zellen auf, die sowohl den intratubulär als auch den intertubulär verlaufenden Nervenfasern angehören.

10. Die Dentincanälchen verhalten sich im Allgemeinen zu den intertubulären Nervenfasern, wie perivasculäre lymphatische Räume anderer Gewebe zu den von ihnen eingeschlossenen Gefässen und Nerven.

II. Theil.

Die Innervation der Schmelz-Zahnbeingrenzschicht.

Methoden.

1. Ein junger, dem Kiefer frisch entnommener Zahn (am besten Zähne, mit denen noch nicht gekaut worden ist) wird mehrere Monate lang in Formol oder Alkohol gehärtet oder nach mehrwöchentlichem Einlegen in Müller'sche Flüssigkeit direct in 96 procentigen Spiritus gebracht. Nach gründlicher Härtung entfernt man einen Theil der Bisskante (bei Schneidezähnen) oder der Kauhöcker (bei Backenzähnen), indem man den Zahn an dieser Stelle so weit abschleift, dass das Zahnbein blossgelegt wird. Die Krone wird dann unmittelbar unter dem Halstheile mit der Laubsäge von der Wurzel getrennt. Die abgeschliffene Zahnkrone wird nun in eine aus gleichen Theilen von 0·5 procent. Goldchloridlösung und 96 procent. Alkohol bestehende Lösung gebracht. Man lässt dieselbe zwei Tage bei Zimmertemperatur und dann 24 Stunden im Brütofen auf das Praeparat einwirken; hierauf schnelles Abspülen in destillirtem Wasser und Einlegen in eine 10 procentige Ameisensäurelösung, die nach etwa vier Stunden durch eine 25 procentige Lösung ersetzt wird. Der Zahn bleibt in letzterer so lange liegen, bis der Schmelz aufgelöst ist, was in 5 bis 12 Stunden gewöhnlich erreicht wird.

2. Günstige Resultate ergeben auch Färbungen mit Sublimat nach Golgi mit nachträglicher Durchfärbung mit Haematoxylin nach Haidenhain. In jedem Falle muss der Zahn wie oben praeparirt werden. Auch mit Methylenblau erhielt ich selbst bei nachfolgender Entkalkung gute Resultate; meine Behandlung ist folgende:

Einlegen der Zahnkrone (frisch aus dem Kiefer entnommen, besser aber nach gründlicher Härtung in Formol) in eine Lösung von Methylenblau aus 1:5000 destillirtem Wasser während zweier Tage im Brütofen. Directes Uebertragen in eine Lösung von überosmiumsaures Ammoniak, die dadurch hergestellt wird, dass man zu 10 Theilen einer 1 procentigen Osmiumsäurelösung 2 Theile Salmiakgeist hinzusetzt;[1] der Zahn bleibt

[1] Man kann statt dessen auch eine gesättigte wässerige Lösung von pikrinsaurem Ammoniak, die ein wenig einer 1 proc. Osmiumsäurelösung enthält, anwenden.

unter Verschluss mindestens eine Stunde in der Lösung. Hierauf directes Uebertragen in eine 15 procent. Lösung von Ameisensäure, zu der 1 Procent Pikrinsäure, 0·5 Procent pikrinsaures Ammoniak und auf 50 Theile Lösung ein Theil einer 1 procent. Osmiumsäurelösung hinzugefügt ist. Nach der Entkalkung des Schmelzes Abspülen in überosmiumsaurem Ammoniak oder Ammoniakwasser. Bei der Conservirung in Glycerin, das mit pikrinsaurem Ammoniak versetzt ist, geht die blaue Farbe der Nerven leicht in roth über, es ist daher empfehlenswerth, bei der Conservirung auch überosmiumsaures Ammoniak zu verwenden, jedenfalls muss die Conservirungsflüssigkeit alkalisch reagiren.

Thatsächliches.

Die nach diesen Methoden behandelten Zähne zeigen schon makroskopisch, dass die ganze Oberfläche des Zahnbeines, so weit als der Schmelz reicht, mit einem feinen Aderwerk versehen ist, das zwischen Cement und Zahnbein entspringt, an der lingualen Seite (besonders in den Schneidezähnen von Wiederkäuern) bedeutend reicher ausgeprägt ist als an der labialen, während die distale und mesiale Seite keine erheblichen Unterschiede aufweist. Da mir die differencirte Färbung dieses Aderwerkes nur mit denjenigen Färbemitteln bisher gelang, die wir ihrer Wirkung nach als specifische Nervenfärbemittel kennen, so lag die Vermuthung nahe, dass es sich auch hier um Nerven handelt, zumal, da es ja auch bekannt ist, dass der Zahn an der Schmelz- und Zahnbeingrenze die grösste Empfindlichkeit zeigt (s. Fig. 7, Taf. XVI).

Ich legte sowohl Oberflächenschnitte (Tangentialschnitte) an als auch Serien von Frontalschnitten, in welch letzteren ich jedesmal einen Theil des Aderwerkes als Flächenschnitt bekam. Es zeigte sich hierbei, dass die Färbungen sich den Aederchen entsprechend bis zu einer gewissen Tiefe auch in das Zahnbein hinein fortsetzen. Das Ergebniss meiner Untersuchungen ist folgendes.

Zwischen Schmelz und Zahnbein einerseits und Zahnbein und Cement andererseits befindet sich ein vollkommen typisches Canalsystem, das in Gestalt eines das Zahnbein umhüllenden Blattes auftritt. Die Canälchen entspringen als Hauptstämmchen im Wurzeltheile in verhältnissmässig spärlicher Zahl; dort communiciren sie mit Gruppen von Dentincanälchen und mit einzelnen Canälchen, die sich durch ihre besondere Breite und Verästelung (Riesencanälchen nach Höhl) vor anderen Dentincanälchen auszeichnen. Nach dem Schmelze zu tritt eine Theilung in Nebenästchen ein; dieselbe wird gegen die Kronenhöhe immer reichlicher, indem ausser einer fortgesetzten dichotomischen Theilung noch transversale Verbindungsglieder auftreten, so dass sich das Canalwerk im letzten Drittel der Krone

in einen feinsten capillaren Plexus auflöst. Dies ist alles makroskopisch oder bei schwachen Vergrösserungen zu erkennen (s. Fig. 7, Taf. XVI).

Von den Hauptästen des Canalwerkes steigen Spalträume in den Schmelz hinein, die sich stellenweise durch die ganze Dicke des Schmelzes fortsetzen und vielleicht die Begrenzungen der Schreger'schen Faserstreifen bedingen. Aber auch mit den Dentincanälchen des Zahnbeines in der Krone, vor Allem aber mit den durch feine Ausläufer mit einander in Verbindung stehenden Interglobularräumen finden Communicationen statt, so dass wir also im Zahnbein ein System von Saftgängen vor uns haben, das einen circulatorischen Apparat von grosser Vollkommenheit repraesentirt.

Die Canälchen der Zahnbeinoberfläche füllen sich mit den Farbstoffen und färben successive ihre nächste Nachbarschaft; daher finden wir bei makroskopischer Betrachtung das Bild des Aderwerkes noch in einer Tiefe im Zahnbeine, wo gar kein Canalsystem mehr vorhanden ist, in dem aber die Dentincanälchen etwas Farbstoff aufgenommen haben. Während aber alle gewöhnlichen Färbemittel eine diffuse Färbung des Zahnbeines hervorbringen, tritt regelmässig eine distincte differencirte Färbung ganz bestimmter Gebilde auf, wenn ich die oben angeführten Methoden anwandte.

Es tritt ein System feinster Fasern auf, das den gleichen Verlauf, die gleiche Vertheilung und eine ähnliche Verzweigung wie das Canalsystem hat. Am Zahnhalse besteht dieses System aus Fibrillenbündeln oder aus stärkeren Fasern; durch fortwährendes Abgeben von Fasern werden die Bündel oder die starken Fasern in ihrem Verlaufe gegen die Kronenspitzen immer dünner, die Fasern selbst feiner. Die Configuration und Färbung der Fasern und Faserbündel entspricht vollkommen dem Charakter der Nerven in anderen Organen. Häufig treten Fasern unter dem rechten Winkel ab, anastomosiren mit anderen Fasern oder endigen frei. Die feinsten kurzen Nebenästchen sind allerdings viel geringer an Zahl vorhanden als in den intradentalen Nervenfasern; sie endigen meistens frei, treten aber auch häufig mit den Endigungen intradentaler Nervenfasern in Verbindung, jenen moosartigen feinsten Nervenplexus mitbildend, von dem ich im ersten Theile gesprochen habe. Die intradentalen Nervenendäste sind als Querschnitte massenhaft mitgefärbt; sie treten häufig mit feinen Fasern zusammen, die in eigenthümliche, sehr unregelmässig gebildete Körperchen treten, deren Natur ich noch nicht feststellen konnte (s. Fig. 8, Taf. XVI).

In den mit Goldchlorid behandelten Praeparaten kann man leicht feststellen, dass zwar ein grosser Theil der intradentalen Nerven in der Schmelz- und Zahnbeingrenzfläche endigt, dass aber ein sehr beträchtlicher Theil diese Fläche durchbricht und erst im Schmelze endigt. Während sich mit Golgi's Sublimatfärbung ausschliesslich die Axencylinder färben,

so erhält man mit Goldchlorid eine Doppelfärbung, durch welche die Wandschicht der Nervencanälchen markirt wird; in der Mitte des Canälchens liegt dann der punktartige Querschnitt des Axencylinders, der, wo er endigt, häufig eine knopfförmige Anschwellung zeigt.

Aus diesen Thatsachen geht hervor, dass die Oberfläche des Zahnbeines ein Nervensystem enthält, dass zwar vielfach mit den Axencylindern des intradentalen Nervensystemes anastomosirt, aber auf Grund seiner das ganze Zahnbein blattartig umziehenden, ausschliesslich in der Fläche des Dentinumfanges verlaufenden Fasern als ein besonderes System aufzufassen ist.

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XVI.)

Die Abbildungen sind möglichst in den gleichen Farben der Praeparate ausgeführt und meistens mit dem Zeichenapparat von Leitz hergestellt.

I. Theil.

Fig. 1. Stichelpraeparat aus dem Halstheile vom Zahnbeine eines Kalbes.

O. Odontoplastenschicht, kaum wahrnehmbar. *D. C.* Dentincanälchen (dunkelbraun). *E. F.* v. Ebener'sche Fibrillen (braun). *N.* Nervenfasern (schwarz). *N. P.* Nervengeflecht. Zeiss, Oelimmersion $^1/_{12}$. Ocul. IV.

Fig. 2. Stichelpraeparat aus dem Kronentheil eines Kalbszahnes.

P. B. Primitivbälkchen oder Dentinsäulen; zwischen ihnen erscheinen Nervenfasern *N.*; die Dentincanälchen sind nicht sichtbar. Zeiss, Oelimmers. $^1/_{12}$. Ocul. 2.

Fig. 3. Stichelpraeparat aus dem Kronentheil eines neugeborenen Kalbes.

D. C. Dentincanälchen. *N. S.* Neumann'sche Scheiden. *N.* Nervenfasern. *N. A.* Axencylinder im Innern von Dentincanälchen. *N. K.* Kerne der Ranvier'schen Zellen. Zeiss, Oelimmersion $^1/_{12}$. Ocul. IV.

Fig. 4. Schleifpraeparat aus dem mittleren Theile des Nagezahnes einer Maus.

D. K. Dentincanälchen. *N. P.* Nervenplexus. *N. Ai.* intratubuläre, *N. Ae.* intertubuläre Nervenfasern. *S.* Unterbrechungen und Einschnürungen. *N. K.* Kerne der Ranvier'schen Zellen. *N. E.* Nervenendigungen. *Q.* Querschnitte von Nervenfasern und Canälchen. Zeiss, Obj. *D.* Ocul. V.

Fig. 5. Schleifpraeparat aus der Wurzelspitze eines Backenzahnes der Maus.

O. Odontoblasten. *r. N.* Nerven des radiären Typus. *a. N.* Nerven des axialen Typus. Zeiss, Obj. *D.* Ocul. IV.

Fig. 6. Axialer Längsschnitt durch die Odontoblastenschicht am Kamme der Kronenpulpa eines Kalbszahnes. Die Elementarzellen *Ez.* sind nur unvollkommen zu Odontoblasten verschmolzen; die Nervenfasern *N.* lassen ihre seitlichen Aestchen *N. A.* überall zwischen die umgeprägten Elementarzellen treten und setzen sich über die ganze Odontoblastenschicht fort. *Nz.* Ranvier'sche Zellen. Methylenblaufärbung nach Bethe. Zeiss, Oelimmersion $^1/_{12}$. Ocul. II.

II. Theil.

Fig. 7. Kalbszahn mit Goldchlorid und Ameisensäure behandelt.

a. labiale, *b.* linguale Fläche des nach Entfernung des Schmelzes blossgelegten Zahnbeines. *N. B.* das äussere Canalsystem inclusive Nervenblatt. *P.* Wurzelhaut (diffus gefärbt).

Fig. 8. Endausbreitung von Nerven des äusseren Nervenblattes in der Nähe der Bisskante, nach Golgi's Sublimatfärbung.

N. Nervenfasern. *Nq.* Nervenquerschnitte (intradentale Nerven) u. Endfäserchen. *K.* eigenthümliche, noch nicht sicher festgestellte Gebilde.

Fig. 9. Schema der Innervation eines Schneidezahnes vom Rind.

Sg. Schmelzgrenze (blau). *D. Sg.* Zahnbein-Schmelzgrenze. *P. g.* innere Zahnbein- oder Pulpagrenze (roth). *S. C.* Schmelz-Cementgrenze. *C.* Nerven des centralen Systems. *P.* Nerven des parietalen Systems. *Ne.* das äussere Nervenblatt zwischen Schmelz und Zahnbein einerseits und Cement und Zahnbein andererseits. *r. N.* die Nerven vom radialen Typus, *a. N.* die Nerven vom axialen Typus des parietalen Systems. *N. S.* Nervenschlingen. *m. N.* moosartiger Plexus unter der Schmelzgrenze. *Nz.* Zellenschicht (dieselbe fand ich an dieser Stelle bisher nur in den Zähnen der Wiederkäuer).

Ein neuer Muskelapparat zum Schliessen und Oeffnen der Nasenlöcher bei den Salamandriden.

Von

Henry L. Bruner
aus Irvington, Indiana (Butler College).

(Aus dem anatomischen Institut zu Freiburg i./Brsg.)

(Hierzu Taf. XVII.)

Seit langer Zeit weiss man, dass der Athmungsmechanismus der Amphibien ein ganz anderer ist, als der der höheren Wirbelthiere. Da beim Frosch, bei dem aus naheliegenden Gründen die Untersuchungen einsetzten, Rippen und Zwerchfell fehlen, so war es leicht einzusehen, dass bei diesem Thiere die Lungen nicht durch Ansaugen mit Luft gefüllt werden können. Es zeigt sich nun, dass wir beim Frosch anstatt des Saugmechanismus bei der Athmung einen Druckmechanismus haben. Das Wichtigste über das Functioniren dieses Mechanismus ist Folgendes: Bei gewöhnlicher Athmung, finden alle Respirationsbewegungen des Frosches bei fest geschlossenem Munde statt; die Luft streicht nur durch die Nasenlöcher hin und zurück. Wenn man einen Frosch daran hindert, den Mund zu schliessen, so muss er ersticken. Man unterscheidet zwei Arten von Athembewegungen bei diesem Thiere: 1. die Schwankungen der Kehle, die bei geschlossenem Aditus laryngis und offenen Nasenlöchern stattfinden. Diese Kehlbewegungen schaffen keine Luft in die Lungen, sind also von der eigentlichen Lungenathmung unabhängig; sie stehen vielmehr im Dienst einer Mundrachenhöhlenrespiration, deren Bedeutung beim Frosch Marcacci (19)[1] nachgewiesen hat. 2. Eigentliche Athembewegungen, welche die Luft in die Lungen pumpen. Diese Bewegungen vollziehen sich in

[1] Mit den den Namen folgenden Nummern verweise ich auf das Litteraturverzeichniss.

unregelmässigen Intervallen, deren Rhythmus sich nach dem Bedürfnisse der Thiere, also auch nach den äusseren Verhältnissen richtet. Diese Athembewegungen sind, nach Gaupp, dem ich bei der Darstellung dieser Vorgänge folge, in drei Phasen zu zerlegen: a) Aspiration, die Aufnahme von Luft durch die geöffneten Nasenlöcher in die Mundrachenhöhle, durch Erweiterung der letzteren bei geschlossenem Aditus laryngis. b) Exspiration eines Theiles der in den Lungen enthaltenen Luft bei geöffnetem Aditus laryngis, hauptsächlich durch Contraction der Bauchmuskeln. c) Inspiration, die unmittelbar auf die Exspiration folgt. Durch Verengerung der Mundrachenhöhle bei geschlossenen Nasenlöchern und geöffnetem Aditus laryngis wird in dieser Phase die Luft aus der Mundrachenhöhle in die Lungen gepresst.

Man hat zuerst geglaubt, dass der, für die Athmung des Frosches so wichtige Verschluss der Nasenlöcher, durch Muskeln in der Umgebung dieser Oeffnungen bewirkt wird. Später findet sich bei Duges (3) die gelegentliche Bemerkung, dass der Verschluss der Nasenlöcher durch einen Muskel des Unterkiefers bedingt wird. In seinen „Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batrachiens", Seite 123, findet man in seiner Liste der „Muscles moteurs des Narines" Folgendes: „4 Sous-mentonnier, (Submentalis von Ecker), transverse (Cuvier); rapproche les bords inférieurs des deux os dentaires, relève leur extrémité interne et par suite les os intermaxillaires, ferme ainsi les narines". So brauchte Dugès für den Schluss der Nasenlöcher des Frosches keine besonderen Muskeln in der Umgebung dieser Oeffnungen; dagegen hielt er daran fest, dass solche Muskeln das Oeffnen der Nasenlöcher bewirken. Diese angeblichen Muskeln sind als Intermaxillaire (1), Sus-maxillo-pre-nasal (2) und Sus-maxillo-post-nasale[1]) bezeichnet; dieselben Muskeln sind auf Pl. VI, Fig. 42 (bis) abgebildet. Auch Ecker hat die von Dugès beschriebenen Muskeln theilweise übernommen. In seinem bekannten Buche: „Die Anatomie des Frosches", 2. Aufl. S. 71, ist der „Musculus intermaxillare s. dilatator narium" (1 Dugès), und der „Musculus lateralis narium" (2 Dugès) beschrieben. Ueber den dritten Muskel aber sagte Ecker: „Ich habe in dieser Gegend niemals Muskelfasern finden können."

Diesen Darstellungen gegenüber verdanken wir Gaupp einen wesentlichen Fortschritt. Gaupp gab zunächst die erste genaue Beschreibung des Mechanismus, durch welchen der Verschluss und die Oeffnung der Nasenlöcher beim Frosche zu Stande kommt. Dieser Apparat besteht a) aus dem Nasenflügelknorpel, der einen zweiarmigen Hebel darstellt, dessen Drehpunkt die knorpelige Nasenkapsel bildet, dessen caudaler Arm

[1] A. a. O.

das Nasenloch von aussen umgreift, während sein vorderer Arm mit dem aufsteigenden Fortsatz des Intermaxillare verbunden ist; b) aus dem Os intermaxillare; c) aus dem Unterkiefer mit dem Musculus submentalis und den Kaumuskeln. Ueber das Functioniren dieses Apparates sagt Gaupp in seiner Arbeit: „Zur Lehre von dem Athmungsmechanismuss beim Frosch (7), S. 256: „Die Zwischenkiefer und die Partes mentales der Dentalia sind dann in ihren Bewegungen aneinander gebunden; jede Hebung der letzteren muss den Zwischenkiefer heben, jede Senkung diesen senken. Auf dem auseinandergesetzten Wege aber werden diese Bewegungen auf die Nasenflügelknorpel übertragen. So schliesst jede Hebung der Dentalia das Nasenloch.“ Aber auch die Oeffnung der Nasenlöcher kommt, wie Gaupp zeigte, durch denselben Apparat zu Stande. So sind also auch für die Oeffnung der Nasenlöcher beim Frosch keine Muskeln nöthig, und in der That kommt Gaupp zu dem bemerkenswerthen Resultat, dass die Muskeln, welche man seit so langer Zeit in der Umgebung der Nasenlöcher beim Frosch angenommen hatte, nicht existiren.

„Für die Erweiterung der Nasenlöcher“, sagt Gaupp, „brauchen wir active Kräfte gar nicht in Anspruch zu nehmen. Dieselbe erfolgt vielmehr lediglich durch elastische Kräfte, die auch das gewöhnliche Offenstehen der Nasenlöcher bewirken. Indessen ist auch die Möglickeit zu einer activen Erweiterung und Offenhaltung vorhanden. Sie liegt darin, dass der mediale Bauch des Geniohyoideus von dem Processus mentalis des Dentale, über dem Submentalis, entspringt. Reizung des Geniohyoideus, wie oben erwähnt, hat Senkung des Unterkiefers zur Folge“.

So hat die Arbeit von Gaupp gezeigt, dass man bis in die neueste Zeit von der Athmung des Frosches, der mit Recht den Titel des physiologischen Hausthieres hat, keine vollkommen erschöpfende, ja, was den Verschluss der Nasenlöcher betrifft, geradezu falsche Vorstellungen gehabt hat. Unter diesen Umständen musste es nahe liegen, auch die Athmung der Salamandriden einer genauen Nachuntersuchung zu unterziehen. Für Salamandra und Triton hat Panizza (4) bewiesen, dass der Grundtypus der Athmung bei diesem Thier derselbe ist wie beim Frosch. Dem für diesen Athmungsmechanismus wichtigen Verschluss der Nasenlöcher aber hat Panizza keine Aufmerksamkeit geschenkt; wenigstens findet man keine besondere Berücksichtigung derselben. Owen (6) hat gelegentlich den Verschluss der Nasenlöcher der Salamandriden erwähnt. Er sagte S. 330 l. c.: „In the Newts and Salamanders the olfactory membrane is smooth and lines a cavity with an external nostril and a palatal one, the former defended by a little fold of skin“. Auch Hatschek und Cori (20) haben ähnliche Beobachtungen über den Verschluss der Nasenlöcher bei Salamandra maculosa erwähnt. Ausser diesen eben gegebenen Be-

merkungen habe ich in der Litteratur über den Verschluss der Nasenlöcher bei den Salamandriden nichts finden können. Andererseits ist der Verschluss der Nasenlöcher bei diesen Thieren von Dugès und Fischer direct in Abrede gestellt (vgl. Litteratur).

Man hat dann ferner in neuester Zeit gefunden, dass eine grosse Reihe von Salamandriden keine Lungen haben. Nach den Angaben von Wilder (15), Camerano (17) und Sönnberg (18) sind folgende Arten von Salamandriden lungenlos gefunden worden: Salamandrina perspicillata, Plethodon cinereus, Plethodon erythronotus, Plethodon glutinosus, Spelerpes porphyriticus, Spelerpes fuscus, Spelerpes bilineatus, Spelerpes ruber, Spelerpes variegatus, Batrachoceps attenuatus, Manculus quadridigitatus, Aeneides lugubris, Desmognathus fusca, Desmognathus brimleyorum, Desmognathus auriculatus, Amblystoma opacum (Lungen rudimentär).

Es ist eine Frage von ganz besonderem Interesse, ob auch den lungenlosen Formen Nasenlöchermuskeln zukommen, oder ob diese Muskeln mit den Lungen oblitteriren. Sind sie vorhanden, so wird es dann naheliegen, zu fragen, ob sie rudimentär sind, oder ob sie einen Functionswechsel eingegangen haben.

Indessen hat auch, abgesehen von den rein physiologischen Verhältnissen, das Vorhandensein oder Fehlen etwaiger Muskeln für den Schluss und die Oeffnung der Nasenlöcher bei den Salamandriden eine besondere Bedeutung. Wir finden bei manchen Reptilien Muskeln in der Umgebung der Nasenlöcher, welche vielleicht einen Verschluss dieser Oeffnungen bewirken können, und es erhebt sich die Frage, ob diese Musculatur von den Reptilien selbst erworben ist, oder ob man sie von den Amphibien ableiten kann.

Bei dieser Sachlage erscheint eine Untersuchung über den Nasenverschluss der Salamandriden um so mehr geboten, als ja, wie bekannt, der Schädelbau dieser Amphibienfamilie ein wesentlich anderer ist als bei den Anuren. Hier giebt es keine Anordnung der Knorpel, welche an einen ähnlichen Apparat denken lässt, wie ihn Gaupp beim Frosch beschrieben hat. Der Schädel der Urodelen ist im Nasentheil durchaus fest, d. h. die einzelnen Skelettheile sind nicht gegen einander beweglich. So erschien es zunächst nöthig, festzustellen, ob für die Athmung der Salamandriden überhaupt der Verschluss der Nasenlöcher nothwendig ist? Selbst wenn aber diese Frage, wie es bei den lungenlosen Salamandriden der Fall ist, verneint werden muss, bleibt die andere Frage offen, ob überhaupt, vielleicht aus anderen Gründen, ein Verschluss der Nasenlöcher erfolgt. Wenn aber ein solcher statt hat, ist dann weiter zu untersuchen, durch welche Mittel der Verschluss und dann später die Oeffnung zu Stande kommt. Es ist da vor Allem festzustellen, ob etwa ein Muskelapparat in der Umgebung der Nasenlöcher für diese Bewegung vorhanden ist.

Litterarischer Ueberblick.

Townson (1) veröffentlichte 1794 eine Arbeit über Respiration, in der er beim Frosche das Schliessen der Nasenlöcher nachwies. Er zeigte, dass beim Frosch der Saugpumpenmechanismus der höheren Wirbelthiere fehlt, und dass dieses Thier die im Munde enthaltene Luft durch Druck in die Lunge treibt. Der zum Schliessen der Nasenlöcher dienende Apparat besteht, nach Townson, aus besonderen Muskeln und bildet einen unentbehrlichen Theil des Athmungsmechanismus.

Cuvier (2) nahm Townson's Ergebnisse, den Frosch betreffend, an (1805), und stellte die Hypothese auf, dass diese Athmungsweise für alle durch Lungen athmenden Amphibien gelte. Ueber das Schliessen der Nasenlöcher sagt er: „L'air chassé de la gorge ne peut plus ressortir par les narines, où il existe sans donte une soupape qui ne permet que son entrée."

Dugès (3) untersuchte die gesammte Musculatur der Anuren und Urodelen, einschliesslich der angeblichen Nasenmuskeln des Frosches. Er sagte in seinem Berichte über die Muskeln des Salamanders S. 182: „Ici nous n'auroins pas même à indiquer les muscles des narines et les sousmentionnier qui n'existent point."

Panizza (4) studirte die Respiration beim Frosch, 1845, und wies physiologisch das Vorhandensein eines Apparates zum Schliessen der Nasenlöcher nach. Aehnliche Resultate, sagte er, wurden beim Salamander und Tritonen erzielt, jedoch wurde keine Beschreibung des betreffenden Nasenverschlussapparates gegeben.

Fischer (5) sagte (1864) in seiner Arbeit über Derotremen und Perennibranchiaten: Die ungeschwänzten Batrachia allein können beim Athmen die Nasenlöcher durch eigene Muskeln öffnen und schliessen. Dies geschieht jedoch nicht regelmässig, den Athembewegungen der Kehle entsprechend, sondern nur zuweilen nach unregelmässigen Pausen. Beim regelmässigen Athmen bleiben die Nasenlöcher unverändert. Letzteres ist bei Tritonen und Salamandern beständig der Fall."

Owen (6) hat (1866) das Schliessen der Nasenlöcher bei den Salamandern und Tritonen durch „a little fold of skin" (siehe Einleitung) erwähnt. Ueber die Natur dieses Verschlussapparates und sein Functioniren ist nichts weiter gesagt.

Vor Kurzem hat Gaupp (7) in seiner mehrfach cirtirten Arbeit die Ansichten von Dugès und Fischer über das Offenbleiben der Nasenlöcher bei Salamandriden wiedergegeben; eigene Untersuchungen auf diesem Gebiete hat Gaupp nicht angestellt.

Schliesslich haben Hatschek und Cori (20) den Verschluss der Nasenlöcher bei Salamandra maculosa kurz beschrieben. Sie sagen: „Die äusseren Nasenöffnungen sind mit kleinen, durch besondere Muskeln beweglichen Nasenflügeln versehen, welche eigene Nasenflügelknorpel enthalten.“

Physiologische Beobachtungen.

Zunächst halte ich an der Lehre von Panizza fest, dass die Athmungsmethode der durch Lungen athmenden Salamandriden der des Frosches wesentlich gleich ist. In der That können wir bei Salamandra oder Triton alle Athmungsbewegungen constatiren, die Gaupp beim Frosch beschrieben hat. Hier, wie beim Frosch, haben wir 1. Schwankungen der Kehle bei offenen Nasenlöchern und geschlossenem Aditus laryngis (Mundrachenhöhlenrespiration), 2. eigentliche Athmungsbewegungen mit ihren drei Phasen, Aspiration, Exspiration und Inspiration. Die Inspiration wird auch hier, wie beim Frosch, immer bei geschlossenen Nasenlöchern vollzogen. Bei den lungenlosen Salamandriden fehlen natürlich die eigentlichen Athmungsbewegungen ganz und die Mundrachenhöhlenbewegungen bleiben allein übrig. Diese Bewegungen sind schon von Camerano (16) für Salamandrina perspicillata und Spelerpes fuscus beschrieben worden; ich betone nur noch, dass diese Bewegungen bei den genannten Arten wie auch bei Triton und Salamandra bei geöffneten Nasenlöchern stattfinden. Wenden wir uns nun zur näheren Beobachtung des Nasenlöcherverschlusses bei Salamandriden, so kann man bei Salamandra maculosa bereits mit unbewaffnetem Auge das Schliessen der Nasenlöcher wahrnehmen und bei allen anderen von mir studirten lebenden Formen (Salamandrina perspicillata, Triton alpestris, Triton helveticus, Spelerpes fuscus) ist diese Bewegung, wenigstens mit einer 25 mm-Lupe leicht zu beobachten. Die Art der Bewegung wird verständlich sein mit Hülfe von Taf. XVII, Figg. 3, 4, welche sagittale Schnitte durch den Vorderkopf und die Nasenlöcher des Triton alpestris, resp. von Salamandra maculosa darstellen. Die Schnitte sind schräg zur Ebene der Nasenlöcher, und darum scheinen die Ränder der letzteren etwas dicker als sie in Wirklichkeit sind. Der vordere Rand der Nasenlöcher ist dünn und scharf und mit einer knorpeligen Grundlage versehen; der hintere Rand dagegen ist stark verdickt und hat keinen Knorpel. Wenn die Nasenlöcher geöffnet sind, bildet die vordere Fläche des hinteren Randes (Taf. XVII, Figg. 3, 4.—*a*) mit der Ebene der äusseren Oeffnung einen Winkel von etwa 60°. Zum Schliessen der Nasenlöcher wird der innere Theil dieses Randes nach vorn und auswärts gezogen, bis er den vorderen Rand (Taf. XXII, Figg. 3, 4, 6) erreicht. Da ich die eben beschriebene Bewegung nicht nur bei geschlossenem, sondern auch bei geöffnetem Munde beobachten konnte,

musste ich zu der Ueberzeugung kommen, dass sie durch Muskelcontraction in der Umgebung der Nasenlöcher bedingt wird. Bei gewöhnlicher Athmung beträgt die Schnelligkeit des Schlusses bei Salamandra maculosa etwa $^4/_5$ Secunde, und dieselbe Zeit wird zum Oeffnen der Nasenlöcher gebraucht. Wenn aber das in der Hand gehaltene Thier sich durch Aufblasen zu befreien sucht, wird die Respiration lebhafter, und dadurch wird das Schliessen und Oeffnen der Nasenlöcher beschleunigt. Doch ist diese Muskelbewegung bei dem Schliessen und der Oeffnung im Allgemeinen träge, und ihre Langsamkeit steht in enger Beziehung zu der Muskelcontraction, durch die sie bewirkt wird, und deutet bereits auf glatte Musculatur hin.

Anatomische Beschreibung des Muskelapparates zum Verschluss der Nasenlöcher.

Eine eingehende Beschreibung der Muskeln zum Verschluss der Nasenlöcher der Salamandriden verlangt eine Schilderung der Schädelverhältnisse in der Umgebung der Nasenlöcher. Die knorpelige Nasenkapsel ist bei den untersuchten Arten (Salamandrina perspicillata, Triton alpestris, Salamandra maculosa) stark entwickelt. Die Schädelknochen reichen nie bis an den Rand der Nasenlöcher, während die Knorpelschicht rostral, rostrolateral und rostro-medial bis dicht an die Grenze dieser Oeffnungen vordringt. Caudal, caudo-lateral und caudo-medial aber tritt sowohl der Knorpel wie auch der Knochen vom Rande der Nasenlöcher zurück. In der beschriebenen Weise ist die Umgebung der Oeffnungen im Schädel für den Durchtritt der Nasenlöcher gebildet. Wir wollen diese Oeffnungen im Schädel als Aperturae narium craniales externae bezeichnen. In dem Raume zwischen dem hinteren Rande der Apertura naris cranialis externa und dem Nasenloche liegt ein bogenförmiger Muskel, der lateral und medial an dem Rande dieser Apertura befestigt ist. Dieser Muskel schliesst das Nasenloch, indem er den inneren Theil des hinteren Randes desselben nach vorn und aussen hebt. In dieser Weise kommt der schon im physiologischen Theil beschriebene Verschluss des Nasenloches zu Stande. Ich gebe diesem Muskel den Namen Musculus constrictor naris. Senkrecht zu dem mittleren Theil des Musculus constrictor naris läuft von hinten nach vorn ein gerader Muskel, der vom Nasenhöhlendach hinter der Apertura naris cranialis externa entspringt und auf dem hinteren Rande des Nasenloches unter dem Musculus constrictor naris sich fortsetzt. Dieser Muskel öffnet das Nasenloch und ich nenne ihn daher Musculus dilatator naris. In den einfachsten Fällen (z. B. bei Salamandrina perspicillata und Spelerpes fuscus) sind nur die zwei von mir oben beschriebenen Muskeln vorhanden. Bei anderen Arten (Salamandra macu-

losa, Triton alpestris) giebt es ausserdem einen Hülfsmuskel für die Oeffnung des Nasenloches. Dieser Muskel liegt caudo-lateral von der Nasenöffnung und soll später genau beschrieben werden. Ich nenne ihn Musculus dilatator naris accessorius. In allen diesen Muskeln habe ich nur glatte Fasern finden können.

Da die Umgrenzung der Aperturae narium craniales externae bei den verschiedenen untersuchten Thieren verschieden ist, so ändert sich auch die Beziehung der Nasenlöchermuskeln zu den Schädeltheilen. Diese Verschiedenheiten sollen nun eingehender beschrieben werden.

Salamandrina perspicillata Savi.

Bei der nun folgenden Darstellung der Verhältnisse bei Salamandrina perspicillata verweise ich auf Fig. 1. Da die Ebene der Nasenlöcher bei genanntem Thier beinahe vertical steht, kommen auch die Muskeln bei Salamandrina perspicillata lateral zu liegen, während sie bei den anderen Formen (vergl. Fig. 2) fast dorsal liegen. Es wird so der mediale Rand der Apertura naris cranialis externa bei Salamandrina zu einem dorsalen, der laterale zu einem ventralen. Der Einheitlichkeit halber soll aber auch hier von der Vorstellung ausgegangen werden, als ob die Ebene der Nasenlöcher horizontal liege. Darnach sind auch die (somit nicht ganz correcten) Bezeichnungen gewählt. Die Begrenzung der Apertura naris cranialis externa findet so statt, dass der Knorpelrand vom medialen Rande des Nasenloches caudo-medialwärts verläuft, bis er den Rand des Nasale erreicht; Nasale und Knorpel bilden gemeinsam die mediale Grenze, das Maxillare die caudale Grenze der Apertura. Den lateralen Rand der Apertura naris cranialis externa bildet hinten der Processus nasalis des Maxillare vorn der Knorpel der Nasenkapsel, der unter dem Maxillare hervortritt und, dann rostro-medialwärts bis an die laterale Grenze des Nasenloches vordringt. Auf dem caudo-medial von dem Nasenloche laufenden Knorpelrande setzen die inneren[1] Fasern des medialen Endes des Musculus constrictor naris an; die äusseren (hinteren) Fasern sind theils auf dem Knorpelrande und theils auf dem Nasale befestigt. Am lateralen Ende des Musculus constrictor naris inseriren die vorderen (inneren) Fasern auf dem Knorpelrande, die äusseren Fasern theils auf dem Knorpel und theils auf der inneren Fläche des naheliegenden Maxillare. In Folge der Art des Ansetzens verlaufen die hinteren (äusseren) Fasern

[1] Als „innere" Fasern bezeichne ich hier die, die der Nasenöffnung zunächst liegen, als „äussere" die mehr peripheren. In Folge der Lage des Muskels sind die „inneren" zugleich die „vorderen", die „äusseren" die „hinteren" Fasern.

gestreckter als die vorderen (inneren). Der Musculus dilatator naris entspringt bei Salamandrina perspicillata an der ventralen Fläche der Nasenkapsel hinter dem Nasenloche und erstreckt sich rostro-medial, wobei er einen Winkel von etwa 30° mit einer sagittalen Ebene bildet, bis er das Nasenloch erreicht. Der Musculus dilatator naris ist in der Mucosa an dem hinteren Rande des Nasenloches unter dem Musculus constrictor naris befestigt. Bei einer 80 mm langen Salamandrina perspicillata hat der Musculus dilatator naris eine Länge von 1 mm. Bei demselben Exemplar massen die Aperturae narium craniales externae auf dem Kopfquerschnitt 500 μ auf dem sagittalen Kopfschnitt 200 μ. Der Kleinheit der Apertura wegen ist nicht nur das caudale Ende des Musculus dilatator naris, sondern auch der hintere Rand des Musculus constrictor naris von dem Maxillare bedeckt.

Triton alpestris *Laur.*

Der sagittale Durchmesser der Apertura naris cranialis externa beträgt bei einem 102 mm langen Triton alpestris 360 μ, der transversale Querdurchmesser 750 μ. Der Knorpel der Nasenkapsel bildet allein die mediale Grenze der Apertura naris cranialis externa. Demnach ist das mediale Ende des Musculus constrictor naris nur auf dem Knorpel befestigt. Den lateralen Theil des rostralen Randes der Apertura naris cranialis externa bildet die Knorpelkapsel, deren Rand lateral von dem Nasenloche läuft und unter dem Maxillare verschwindet, welches sich jetzt über den Knorpel legt und so allein den ganzen lateralen Rand wie auch den caudalen Rand der Apertura naris cranialis externa bildet. Die vorderen (inneren) Fasern des lateralen Endes des Musculus constrictor naris inseriren auf dem lateral von dem Nasenloche laufenden Knorpelrande; seine hinteren (äusseren) Fasern theils auf der inneren Fläche des Maxillare und theils auf dem von ihm bedeckten Nasenkapselrande. Der Musculus dilatator naris entspringt bei einem 94 mm langen Triton alpestris etwa 1·5 mm hinter dem Nasenloche, theils an der Schleimhaut des Daches der Nasenhöhle, theils auf einem neben der Nasale-Maxillarenaht liegenden Knorpeltrabekel. Das vordere Ende des Musculus dilatator naris inserirt fast wie bei Salamandrina perspicillata; einige Fasern dagegen sind auf dem caudalen Rande des Musculus constrictor naris befestigt, andere Fasern des vorderen Endes laufen eine kleine Strecke unter der Schleimhaut gegen die Nasenöffnung hin, ehe sie in der Mucosa inseriren. Bei Triton alpestris kommt ein Musculus dilatator naris accessorius vor; dieser Muskel hat bei einem 94 mm langen Triton alpestris eine Länge von 840 μ. Der Musculus dilatator naris accessorius entspringt caudo-lateral von dem Nasenloche, theils auf der inneren Fläche des Processus

nasalis des Maxillare, theils auf dem knorpeligen Nasenkapselrande. Der Musculus dilatator naris accessorius erstreckt sich medio-dorso-rostral und inserirt in der Mucosa des tieferen Theiles des caudo-lateralen Randes des Nasenloches. Die vorderen Fasern des Muskels steigen an dem lateralen Rande des Nasenloches auf und setzen sich ventral von dem lateralen Ende des Musculus constrictor naris fest (Taf. XVII, Fig. 2 *Mda*).

Salamandra maculosa *Laur.*

Bei Salamandra maculosa erstreckt sich der Processus nasalis der Maxillare nicht so weit rostralwärts, wie bei Triton alpestris, und darum ist die Apertura naris cranialis externa bei ersterem Thier verhältnissmässig gross (im Querschnitt 750 μ, im Längsschnitt 1100 μ, bei einem 143 ^{mm} langen Thiere). Bei Salamandra maculosa ist die laterale Grenze der Apertura naris cranialis externa für eine beträchtliche Strecke gemeinsam von der knorpeligen Nasenkapsel und dem Maxillare gebildet. Den vorderen Theil des medialen Randes der Apertura bildet der Knorpel, den hinteren Theil der Knorpel und das Nasale. Die Fasern des lateralen Endes des Musculus constrictor naris entspringen auf dem lateralwärts von dem Nasenloche laufenden Knorpelrande in zwei, caudalwärts zunehmenden Bündeln, wovon die Spitze des einen, der Haut zunächst liegenden, dicht neben dem Nasenlochrande, die Spitze des anderen, der Schleimhaut zunächst liegenden (bei oben genanntem Exemplare) etwa 25 μ weiter lateral befestigt ist. Das tiefer liegende Bündel ist stärker als das andere. Zwischen diesen beiden Bündeln des lateralen Endes des Musculus constrictor naris liegt der vordere Theil des medialen Endes des Musculus dilatator naris accessorius. Das mediale Ende des Musculus constrictor naris inserirt theils auf dem Knorpelrande, theils in der nebenliegenden Cutis. Dieser Muskel ist bei Salamandra maculosa nicht so einfach gebaut, als dies bei Triton alpestris der Fall ist. Ein Kopfquerschnitt 240 μ hinter der Nasenöffnung bei Salamandra maculosa (Taf. XVII, Fig. 5) zeigt die rostralwärts laufenden Fasern an beiden Enden des Musculus constrictor naris und dazwischen an den inneren und äusseren Muskelrändern querlaufende verbindende Fasern. In der Mitte des Musculus constrictor naris (z. B. bei Taf. XVII, Fig. 5—x) sehen wir, wie sich die Muskelfasern kreuzen. Eine Entwirrung dieser Fasernzüge würde ganz besondere, direct darauf gerichtete Untersuchungen erfordern. Der Musculus dilatator naris ist bei einer 135 ^{mm} langen Salamandra maculosa etwa 2 ^{mm} lang und entspringt, wie bei Salamandrina perspicillata, nur auf dem Knorpel der Nasenkapsel (Taf. XVII, Fig. 4). Dieser Muskel biegt sich bei Salamandra maculosa an seinem vorderen Theil stark nach aussen und seine Fasern reichen sogar bis zur äusseren Grenze der Nasenöffnungen, wo sie in der Cutis befestigt sind.

Der Musculus dilatator naris accessorius existirt bei Salamandra maculosa; er liegt im Allgemeinen wie bei Triton caudo-lateral von dem Nasenloche, und hat bei einer 143 mm langen Salamandra maculosa eine Länge von 600 μ. Seine vorderen Fasern entspringen theils auf dem Knorpel, der den vorderen Theil des lateralen Randes der Apertura naris cranialis externa bildet und theils in der darüber liegenden Cutis; seine hinteren Fasern entspringen theils auf dem Knorpel und theils auf dem Maxillare. Die Richtung der Fasern des Musculus dilatator naris accessorius ist rostromedial; seine vorderen Fasern inseriren in der Schleimhaut des tieferen Theiles des lateralen Randes des Nasenloches, zwischen den beiden Bündeln des lateralen Endes des Musculus constrictor naris. Der hintere grössere Theil des Musculus dilatator naris accessorius aber setzt sich an dem lateralen Rande des Musculus constrictor naris fest. Da wo diese beiden Muskeln zusammentreffen, gehen einige Fasern von dem Musculus dilatator naris accessorius in den Musculus constrictor naris über. Die Function des Musculus dilatator naris accessorius ist offenbar dieselbe, die ich dem gleichen Muskel bei Triton alpestris zuschrieb. Wenn der Musculus constrictor naris erschlafft, bewirkt der Musculus dilatator naris accessorius die Erweiterung des Nasenloches, indem er das laterale Ende des Musculus constrictor naris mit der darunter liegenden Schleimhaut zurückzieht.

Allgemeine Bemerkungen und Zusammenfassung.

1. Ich habe in der vorliegenden Arbeit für Salamandrina perspicillata, Triton alpestris und Salamandra maculosa einen eigenthümlichen Muskelapparat zum Schliessen und Oeffnen der Nasenlöcher beschrieben. Ausser den genannten Arten standen mir noch einige andere Salamandriden zu Gebot, nämlich Plethodon erythronatus, Plethodron cinereus, Diemyctylus miniatus, Desmognathus fusca und Spelerpes fuscus. Auch bei diesen Salamandriden ist der beschriebene Muskelapparat vorhanden. Bei den beiden Plethodonarten und Desmognathus fusca fand ich alle drei beschriebene Muskeln, bei Spelerpes fuscus und Diemyctylus miniatus fehlt der Musculus dilatator naris accessorius; jedoch reichte das Material nicht aus, um eine in's Einzelne gehende Untersuchung bei den genannten Thieren anzustellen. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass man die beschriebenen homologen Muskeln auch bei anderen Salamandriden finden wird.

2. Besonders interessant ist das Vorhandensein des Nasenmuskelapparates bei lungenlosen Salamandriden, zu denen, wie schon erwähnt, Salamandrina perspicillata, Spelerpes fuscus, Desmognathus fusca, Plethodon erythronatus und P. cinereus gehören. Was nun die Ausbildung der Nasenmuskeln bei diesen Formen betrifft, so ist es leicht, sowohl aus der

anatomischen, wie aus der physiologischen Untersuchung zu sehen, dass bei Salamandrina perspicillata und Spelerpes fuscus diese Muskeln eine normale Entwickelung besitzen. Bei Desmognathus und den beiden Arten von Plethodon sind die Nasenmuskeln klein; ob sie aber in Rückbildung begriffen sind, kann aus meinem Material nicht ersehen werden.

Da wir denn bei lungenlosen Salamandriden einen Apparat gefunden haben, der bei den durch Lungen athmenden Formen in enger Beziehung zur Athmung steht, fragt es sich, welche Function er bei den lungenlosen Salamandriden erfüllt. Eine Function muss man ihm wohl zuschreiben, wäre er sonst doch, wie die Lungen, verschwunden. Nun könnte man vermuthen, 1. dass bei den durch Lungen athmenden Salamandriden die Nasenmuskeln eine Nebenfunction besitzen, deren Erhaltung auch bei den lungenlosen Formen das Beibehalten der Muskeln bei diesen Thieren erklärt; oder 2., man könnte annehmen, dass die Erhaltung der Nasenmuskeln bei lungenlosen Salamandriden der Verwendung dieser Muskeln für eine neue Function zuzuschreiben ist, dass also ein Functionswechsel vorliegt. Als Einleitung zur Betrachtung dieser Frage muss wieder erwähnt werden, dass Salamandrina perspicillata und Spelerpes fuscus ihre Mundrachenhöhlenrespiration bei geöffneten Nasenlöchern vollziehen. Ausser der Respirationsfunction aber spielt nach Camerano (17) die Mundrachenhöhle, wenigstens bei den im Wasser lebenden lungenlosen Salamandriden, die Rolle eines hydrostatischen Organs. Dass Camerano annimmt, dass diese Thiere Luft für hydrostatische Zwecke in den Darmtractus einpumpen, lässt sich aus seinen Angaben nicht schliessen. Man könnte aber glauben, dass die lungenlosen Salamandriden, wenn auch nur gelegentlich, Luft entweder für hydrostatische oder respiratorische Zwecke verschlucken. Solche Gewohnheiten, selbst nur das Füllen des Oesophagus mit Luft würden das Schliessen der Nasenlöcher verlangen. Für diese Annahme aber fehlt bisher jede thatsächliche Grundlage durch die Beobachtung. Bei langem Studium der Salamandrina perspicillata und des Spelerpes fuscus habe ich das Schliessen der Nasenlöcher in der Luft ohne besonderen Reiz nie beobachtet. Was nun ferner das Schwimmen bei den zwei eben genannten Arten betrifft, so kann man zwar Salamandrina perspicillata, wenn man sie vorsichtig auf das Wasser bringt, mehrere Minuten lang ohne Bewegung auf der Oberfläche des Wassers ruhig liegen sehen. Indessen muss man hier berücksichtigen, dass die rauhe Haut eine Zeit lang das Feuchtwerden verhindert. Ist erst einmal die Haut feucht geworden, so sinkt das Thier zu Boden, falls es keine Bewegungen macht. Um zu schwimmen, muss es sich jetzt dauernd bewegen. Im Gegensatz zu Salamandrina perspicillata sinkt Spelerpes fuscus, auf das Wasser gebracht, von vornherein zu Boden, wenn er

keine Bewegung macht. Diese Beobachtung spricht jedenfalls nicht für eine wesentliche Bedeutung der Mundhöhle als hydrostatischer Apparat.

Nachdem sich so für die Nasenlöchermuskeln der lungenlosen Salamandriden eine neue, für diese Thiere besonders entwickelte Function nicht gefunden hatte, studirte ich das allgemeine Verhalten der Nasenlöcher der Salamandriden im Wasser. Auf diese Weise fand ich, dass sowohl Salamandrina perspicillata und Spelerpes fuscus, wie auch Salamandra maculosa und Triton alpestris ihre Nasenlöcher schliessen, sobald man die Thiere in's Wasser bringt. Sogar das Befeuchten der Nasenlöcher mit einem Wassertropfen bewirkt dasselbe Resultat. Uebrigens muss bemerkt werden, dass während eines langen Aufenthaltes im Wasser sich die Nasenlöcher gelegentlich zu öffnen scheinen, doch schliessen sie sich nach kurzer Zeit wieder. Mit dieser Beobachtung nun stimmt die Angabe von Camerano (16) über die Athmung der Salamandrina perspicillata im Wasser gut überein. Camerano fand, dass dieses Thier, in's Wasser gebracht und verhindert, an die Oberfläche zu kommen, seine Mundrachenhöhlenrespiration durch Aufnahme von Wasser fortsetzt und dass das Wasser durch den Mund direct und nicht durch die Nasenlöcher aufgenommen wird. Diese Gewohnheit habe ich bei Salamandrina perspicillata beobachtet, selbst wenn das Thier nicht verhindert war, an die Oberfläche des Wassers zu kommen. Auch Triton alpestris bedient sich dieser Mundhöhlenrespiration im Wasser, aber nur dann, wenn es unter dem Wasser eingesperrt ist. Nach obigen Beobachtungen ist es bewiesen, dass die lungenlosen, eben wie die durch Lungen athmenden Salamandriden den Nasenlöcherverschlussapparat im Wasser gebrauchen. Selbst ein Regen würde das Schliessen der Nasenlöcher veranlassen können. Wenn also nun die lungenlosen Salamandriden einen Theil ihres Lebens im Wasser zubringen, oder wenn sie in Orten leben, wo excessive Feuchtigkeit das Schliessen der Nasenlöcher bewirkt, dann haben wir wohl eine Function für ihre Nasenlöchermuskeln, welche die Erhaltung dieser Muskeln erklären kann. Besonders möchte ich betonen, dass der Zeitraum, in dem sich die Kiemen der entwickelnden Jungen zurückbilden und die Mundrachenhöhlenrespiration eingeführt wird, häufige Gelegenheit zur Benützung der Nasenlöcher bieten dürfte.

Es ist zunächst nöthig, die Lebensverhältnisse der lungenlosen Salamandriden in Betracht zu ziehen. Leider ist unsere Kenntniss dieser Verhältnisse bei Spelerpes fuscus sehr unvollkommen. Nach Camerano (17) lebt dieses Thier an feuchten, dunkeln Orten, Höhlen u. s. w., die Art der Eierablage aber und die Entwickelung sind unbekannt. Salamandrina perspicillata aber geht, nach Wiedersheim (12), zur Eierablage stets in's

Wasser und so entwickeln sich die Jungen im Wasser. Nach der Eierablage bleiben die Erwachsenen eine Zeit lang in der Nähe des Wassers. Nach Ablauf des Frühjahres aber, wenn die trockene Jahreszeit in Italien beginnt, verkriecht sich sowohl Salamandrina perspicillata, wie auch Spelerpes fuscus in die Erde, wo sie sich aufhalten, bis die Herbstregen eintreten. Nach Obigem ist es wahrscheinlich, dass die Lebensverhältnisse von Salamandrina perspicillata und Spelerpes fuscus wegen der Einwirkung des Wassers auf die Nasenlöcher eine Erklärung der Erhaltung der Nasenmuskeln bei diesen Thieren darbieten können.

Dass freilich andere unbekannte Factoren einen Einfluss bei der Erhaltung dieser Muskeln haben können, ist nicht ohne Weiteres in Abrede zu stellen. Ferner wird es zugegeben werden, dass, wenn lungenlose Salamandriden mit functionirenden Nasenmuskeln gefunden werden sollten, die in trockenen Gegenden und nie im Wasser leben und deren Junge sich nicht im Wasser entwickeln, die oben aufgestellte Erklärung für die Erhaltung der Nasenmuskeln der lungenlosen Salamandriden, wenigstens für solche Arten hinfällig werden würde. Im Anschluss an das eben Angeführte sei erwähnt, dass, nach Wilder, Plethodon erythronatus häufiger vom Wasser entfernt vorkommt. Wilder hat ferner junge 20 ^{mm} lange Exemplare von diesem Thier auf einem 500 bis 800 Fuss hohen Bergabhange gefunden, wo kein Wasser zu finden war. Daraus schliesst Wilder, dass Pethodon erythronatus nie zum Wasser kommt, selbst nicht zur Eierablage. Wenn nun diese Behauptung Wilder's richtig ist, dann müssen wir, nach unserer Erklärung für die Erhaltung der Nasenmuskeln bei den lungenlosen Salamandriden, annehmen, dass die Muskeln bei Plethodon erythronatus nur durch die Einwirkung des meteorischen Wassers auf die Nasenlöcher erhalten sind. Unter solchen Verhältnissen konnte man glauben, dass die Nasenmuskeln sich rückbilden würden. Dass aber dies der Fall ist, lässt sich aus meinem Material nicht bestimmen. Wäre es der Fall, dann würde unsere Theorie für die Erhaltung der Nasenlöchermuskeln bei lungenlosen Salamandriden eine wesentliche Stütze erhalten.

Nachdem wir den eigenthümlichen oben beschriebenen Muskelapparat zum Verschluss der Nasenlöcher bei Salamandriden nachgewiesen und seine Bedeutung für diese Thiere erwogen haben, wenden wir uns zur Betrachtung dieses Apparates, wie er bei Reptilien vorkommt. Ein in entsprechender Weise functionirender Apparat ist bei manchen Reptilien vorhanden, z. B. bei Crocodilia, Phrynosoma und bei gewissen Wasserschlangen (8). Nach Owen (6) sind die Nasenlöcher des Krokodils durch „the fleshy portion of the posterior lobe“ geschlossen, und Gegenbaur's (9) Abbildung

eines sagittalen Schnittes durch das Nasenloch bei Alligator lucius erinnert sofort an die Verhältnisse, die ich bei den Salamandriden gefunden habe. Hoffmann (10) fand in den Nasenmuskeln des Crocodilus biporcatus nur glatte Muskelfasern, eine ausführliche Beschreibung des Apparates aber giebt Hoffmann nicht. Bei Phrynosoma ist, nach eigener Beobachtung, die Art der Nasenverschlussbewegung den obenbeschriebenen bei dem Krokodil sehr ähnlich. Diese Thatsache legt die Vermuthung nahe, dass der Nasenmuskelapparat der heutigen Reptilien und Salamandriden homolog ist; sollte diese Vermuthung richtig sein, was freilich durch weitere Untersuchung erst noch zu bestätigen ist, so wäre dieser Muskelapparat bei Salamandriden und bei manchen Reptilien ein Erbstück von gemeinsamen Vorfahren, das aber durch Aenderung des Athmungsmechanismus und Lebensverhältnisse bei den meisten Reptilien verloren gegangen ist. Der Nasenlöcherverschlussapparat des Frosches wäre im Gegentheil ein für die Anuren besonders entwickelter Apparat, dessen Structur mit dem eigenthümlichen Bau des Kopfskelets in Verbindung steht, und dessen eigenartige, hochentwickelte Ausbildung den ursprünglichen, doch wohl vorhandenen Muskelapparat überflüssig machte, und so sein Fehlen bei den heute lebenden Formen erklärt.

Es sei schliesslich noch hervorgehoben, dass dieser Muskelapparat besonders bei einigen Reptilien vorkommt, die sich, wenigstens zeitweise, im Wasser aufhalten (Crocodile und Wasserschlangen). Hier dürften die Nasenmuskeln eine ähnliche Bedeutung haben, wie wir sie für die lungenlosen Salamandriden wahrscheinlich zu machen suchten. Anders liegt die Sache bei Phrynosoma, das ebenfalls einen gut entwickelten Nasenapparat besitzt. Phrynosoma geht nie in das Wasser; es lebt in durchaus trockenen Gegenden, geradezu in Wüsten. Hier wird der Nasenverschlussapparat dazu gebraucht, dem Thiere das Aufblasen, das ihm als Schutzmittel dient, zu ermöglichen.

Zum Schluss erlaube ich mir, auch an dieser Stelle Hrn. Hofrath Prof. Dr. Wiedersheim, in dessen Institut und unter dessen Leitung ich meine Arbeit unternommen habe, für seine Unterstützung durch Rath und Material meinen besten Dank zu sagen. Auch HHrn. Prof. Dr. Keibel und Dr. Gaupp bin ich für Rath und Hülfe sehr verpflichtet. Besonders danke ich Hrn. Prof. Dr. Keibel für seine Unterstützung bei der Ausarbeitung dieses Aufsatzes.

Litteraturverzeichniss.

1. Townson, *Observationes physiologicae de Amphibiis. Pars prima. De respiratione.* Göttingae 1794. — *Pars prima de respiratione continuatio.* Göttingae 1795.

2. Cuvier, *Lecons d'anatomie comparée.* Tome VI. Edit. 1805.

3. Dugès, Recherches sur les Batrachiens. Deuxième Partie, Salamandres. *Mémoires presentées à l'academie royale des sciences.*

4. Panizza, Observations zootomico-physiologiques sur la respiration chez les grenouilles, les salamandres et les tortues. *Annales des sciences naturelles.* 1845. III. serie. Zoologie. T. III.

5. Fischer, J. G., *Anatomische Abhandlungen über Perennibranchiaten und Derotremen.* Hamburg 1864.

6. Owen, *Comparative Anatomy and Physiology of Vertebrates.* Vol. I. pp. 330 and 331. London 1866.

7. Gaupp, Zur Lehre von dem Athmungsmechanismus beim Frosch. *Dies Archiv* Anat. Abthlg. 1896.

8. Gegenbaur, *Vergleichende Anatomie.* Leipzig 1859. S. 505.

9. Derselbe, *Jenaische Zeitschrift.* Leipzig 1873. Bd. VII.

10. Hoffmann, Bronn's *Klassen und Ordnungen der Thierreiche.* Bd. VI. III. Abthlg. Reptilien.

11. Wiedersheim, *Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere* Jena 1893. Dritte Aufl.

12. Derselbe, *Salamandrina perspicillata and Geotriton fuscus.* Genua 1875.

13. Parker and Bettany, *Morphology of the Skull.* London 1877.

14. Wilder, H. H., Lungenlose Salamandriden. *Anatomischer Anzeiger.* Jena 1894. Bd. IX.

15. Derselbe, Lungless Salamanders. Second Paper. *Ebenda.* Jena 1896. Bd. XII.

16. Camerano, Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. *Libraio della R. Accademia della Scienze.* Torino 1894.

17. Derselbe, Nuove ricerche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni e intorno alla respirazione negli anfibe urodeli. *Ebenda.* Torino 1896.

18. Lönnberg, Notes on tailed Batrachians without lungs. *Zoologischer Anzeiger.* 1896. Bd. XIX. Nr. 494.

19. Marcacci, L'asphyxie chez les animaux à sang froid. *Archives italiennes de biologie.* Turin 1894. Bd. XXI.

20. Hatschek und Cori, *Elementarcurs der Zootomie,* in fünfzehn Vorlesungen. Jena 1896.

Erklärung der Abbildungen.
(Taf. XVII.)

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

a. = hinterer Rand der Nasenlöcher,
b. = vorderer Rand der Nasenlöcher,
beide Ränder sind von abgeplatteten Zellen bedeckt.
a. n. c. e. = Apertura naris cranialis externa.
Ch. = Choanen.
E. = Epidermis.
Ep. = Epithel der Nasenhöhle.
M. c. n. = Musculus constrictor naris.
M. d. n. = Musculus dilatator naris.
M. d. n. a. = Musculus dilatator naris accessorius.
Mx. = Maxillare.
N. = Nasale.
Na. = Apertura naris externa.
Nh. = Nasenhöhle.
Nk. = Nasenkapsel.
Pf. = Prefrontale.
Pmx. = Praemaxillare.
V. = Vomer.

Fig. 1. Querschnitt durch die rechte Kopfhälfte von Salamandrina perspicillata, 165 μ hinter der äusseren Nasenöffnung. Bei *a* sind die abgeplatteten Zellen des hinteren Randes des Nasenloches zu sehen.

Fig. 2. Querschnitt durch den Kopf von Triton alpestris, rechts durch den caudalen Theil des Nasenloches, links 145 μ hinter dem Nasenloche. *M. c. n.* deutet auf die rostralwärts laufenden Fasern des Musculus constrictor naris, die dicht hinter ihren Ansatzpunkten geschnitten sind.

Fig. 3. Ein Schnitt durch den vorderen Kopf und Nasenloch von Triton alpestris. Der Schnitt bildet mit einer sagittalen Ebene caudolateralwärts einen Winkel von ungefähr 30°, und liegt in der Axe des Musculus dilatator naris.

Fig. 4. Ein Schnitt durch den Vorderkopf und Nasenloch bei Salamandra maculosa. Die Richtung des Schnittes ist derjenigen von Fig. 3 gleich, etwa in einer Linie von Buchstaben „*M. c. n.*" zu „*M. d. n.*", Fig. 5.

Fig. 5. Ein Querschnitt, 240 μ hinter dem Nasenloche, durch den lateralen Theil des Nasenhöhlendaches von Salamandra maculosa. *d.* = das innere Faserbündel des lateralen Endes des Musculus constrictor naris. *e.* = das äussere Faserbündel des lateralen Endes des Musculus constrictor naris. In der Ebene des Schnittes sind diese beiden Bündel nicht mehr getrennt.

Fig. 6. Nasenloch von Triton alpestris. *A.* = offen. *B.* = geschlossen.

Ueber eine complicirte Anomalie im Gebiete der Arteria obturatoria und epigastrica inferior.

Von

Dr. S. Delitzin
in St. Petersburg.

(Hierzu Taf. XVIII.)

Es giebt kaum eine andere Arterie im menschlichen Körper, welche in solchem Maasse die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt und eine so umfangreiche Litteratur hervorgerufen hätte wie die Arteria obturatoria. Die grosse Zahl und das häufige Vorkommen von Anomalien dieser Arterie und die höchst wichtigen Beziehungen derselben zum Annulus internus canalis cruralis bezw. zur Hernia cruralis lassen dies begreiflich erscheinen. In Betreff der Litteratur darf auf die vortrefflichen und zum Theil erschöpfenden Zusammenstellungen früherer (auch russischer) Autoren hingewiesen werden, hier wende ich mich direct zur Beschreibung meines Praeparates.

Es handelt sich bei demselben um eine seltene und, meines Wissens, bis jetzt noch nicht beschriebene combinirte Anomalie, welche einerseits den Ursprung des Gefässes, andererseits aber auch den weiteren Verlauf desselben betrifft und zu einer höchst eigenartigen Gefässeinrichtung im Schenkelcanale Anlass giebt. Die Anomalie fand sich an der linken Beckenhälfte eines erwachsenen männlichen Individuums, welches in einem der St. Petersburger Spitäler an Lungentuberculose gestorben und der Anatomie der Medicinischen Akademie übergeben war. Von den Einzelheiten des Praeparates ist Folgendes zu bemerken:

Die Theilung der Arteria iliaca communis geschieht etwas höher als in der Norm, etwa entsprechend der Mitte des fünften Lendenwirbels. Der Stamm ist im injicirten Zustande 11 ^{mm} stark. Der Durchmesser der

Arteria iliaca externa beträgt 8 ^{mm}, der der Arteria iliaca interna $6^1/_2$ ^{mm}. Erstere verläuft wie gewöhnlich in der Richtung der Lacuna vasorum und giebt ausser der Arteria circumflexa ilium interna (3 ^{mm}) und einem $2^1/_2$ ^{mm} starken (5 ^{mm} höher als die letzte vom Hauptstamme entspringenden) Muskelaste noch einen dritten Ast ab — die anomale Arteria obturatoria. Dieselbe ist $3^1/_2$ ^{mm} stark, entspringt aus der medialen-vorderen Peripherie der Arteria iliaca externa, 23 ^{mm} vom Poupart'schen Bande entfernt, nimmt erst die Richtung nach innen und nach vorne, kreuzt die Vena iliaca externa schräg von aussen — hinten nach innen — vorne und begiebt sich über die Linea innominata in das kleine Becken. Nach vollendeter Kreuzung der Vena iliaca externa nimmt sie (am inneren Rande der Letzteren) fast verticale Richtung an, und bewahrt dieselbe an der ganzen Strecke (ungefähr 24 ^{mm} lang), wo sie sich mit dem Ramus horizontalis ossis pubis berührt. Von da an richtet sie sich wieder nach vorne zum Annulus internus canalis obturatorii und ohne in denselben einzutreten oder auch nur einen kleinsten Ast in der Richtung der normalen Arteria obturatoria abzugeben, theilt sie sich in zwei Aeste. Von diesen verläuft der vordere ($2^1/_2$ ^{mm} starke) bogenförmig, ungefähr parallel dem vorderen-oberen Rande des Foramen obturatum an der inneren Seite der Membrana obturatoria, vom Musculus obturator internus bedeckt, bis zum Niveau des unteren Randes der Schamfuge und theilt sich in einige kleine, in der Membrana obturatoria verschwindende Aestchen, während der hintere, auch $2^1/_2$ ^{mm} starke Ast, fast vertical vom Annulus internus canalis obturatorii, an der inneren Fläche der Membrana obturatoria, unter dem Musculus obturator internus verläuft, einige kleine, in der Membrana obturatoria verschwindende Aestchen entsendet und sich in zwei $1^1/_2$ ^{mm} dicke Aeste theilt, welche im Bereiche des Tuber ischii als Aa. nutritiae desselben endigen.

Am oberen Rande des Ramus horizontalis ossis pubis, gerade an dem Orte, wo diese Arterie nach vollendeter Kreuzung der Vena iliaca externa aus der schräg horizontalen in die verticale Richtung übergeht, entspringen aus zwei entgegengesetzten Punkten ihrer Peripherie zwei ganz kleine, weniger als 1 ^{mm} messende Aestchen, von denen das vordere sich zu der im Annulus internus canalis cruralis gelegenen Lymphdrüse begiebt, das hintere aber sich nach hinten und aussen, unter der Vena iliaca externa verbirgt und dann bis zum inneren Rande des Musculus psoas major verfolgt werden kann. Der grosse Verlauf dieser anomalen Arteria obturatoria erstreckt sich also vom inneren Umfange der Arteria iliaca externa bis zum Tuber ischii, also ungefähr durch die ganze Höhe des kleinen Beckens.

Die Hypogastrica war verhältnissmässig kurz und theilte sich schon in der Höhe des Promontoriums in die beiden Aa. gluteae, von denen die

Glutea inferior von sich die A. ilio-lumbalis, umbilicalis, vesicalis, pudenda communis und eine zweite Wurzel der Arteria obturatoria entsandte. Was die Letztere, für diesen Fall am meisten wichtige Arteria anbetrifft, so entsprang dieselbe ungefähr in der Ebene des oberen Randes der ersten Kreuzwirbelbandscheibe aus der vorderen Peripherie der Arteria glutea inferior als ein $2^1/_2$ ^{mm} starker Ast, welcher, seinem Ursprunge und seiner Richtung nach, der normalen Arteria obturatoria entsprach. Ohne in den gleichnamigen Canal einzutreten, mündete sie am unteren Rande des Ramus horizontalis ossis pubis in die früher beschriebene, aus der Arteria iliaca externa entspringende anomale Arteria obturatoria. In diesem Einmündungspunkte entsprang, in directer Fortsetzung des Stammes, ein $1^1/_2$ ^{mm} starker Ramus pubicus, welcher sich in drei feinere, an der hinteren Fläche der Symphyse verlaufende Aestchen theilte, von denen das obere mit dem aus der Arteria epigastrica inferior entspringenden Ramus pubicus am oberen Rande der Schamfuge zu anastomosiren schien.

Also bildeten die beiden beschriebenen Arterien: die stärkere Arteria obturatoria spuria aus der Arteria iliaca externa und die schwächere Arteria obturatoria vera aus dem Gebiete der Arteria iliaca interna mit ihren Verästelungen eine kreuzförmige Figur, deren Kreuzungspunkt nach oben und nach hinten vom Annulus internus canalis obturatorii, ungefähr 15 ^{mm} von demselben entfernt, zu liegen kam. Durch diese Gefässanordnung bildete sich ferner eine Arterieninsel, deren oberster Punkt in der Theilungsstelle der Arteria iliaca communis lag und deren Ring aus der Arteria iliaca externa, Arteria obturatoria spuria, Arteria obturatoria vera, Arteria glutea inferior und Arteria iliaca interna bestand.

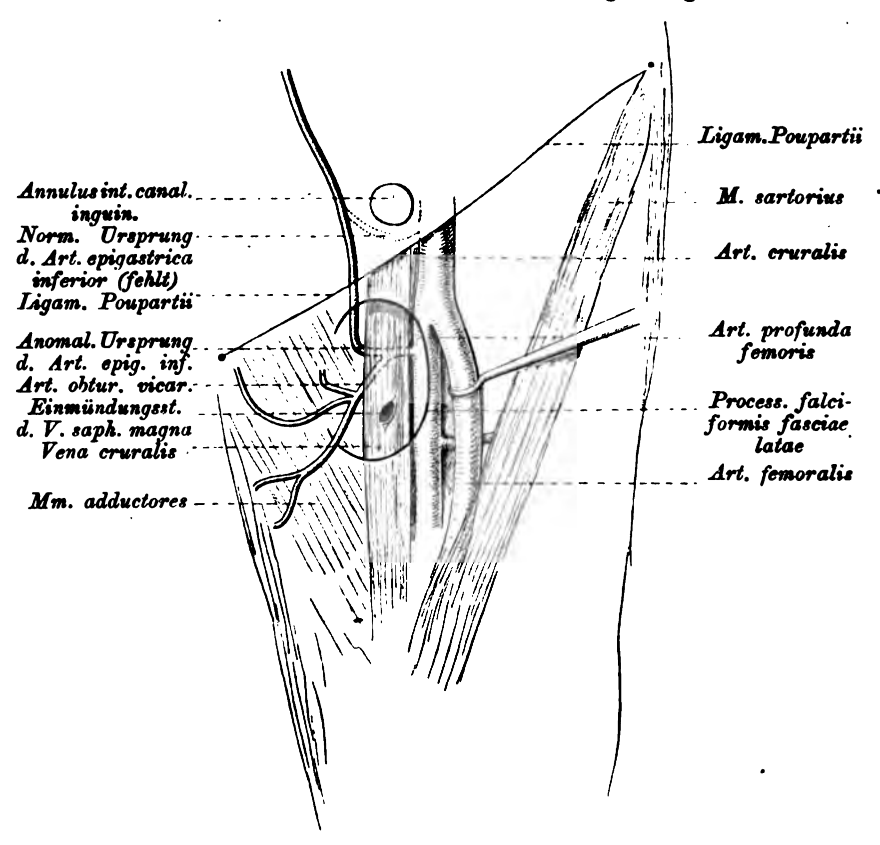
Es sieht jedenfalls ganz sonderbar aus, dass der Canalis obturatorius in diesem Falle der arteriellen Gefässe ganz entbehrt, ungeachtet des Umstandes, dass zwei Arteriae obturatoriae dem gleichnamigen Canale zustreben.

An meinem Praeparate findet sich also eine sehr befremdende, bis jetzt, meines Wissens, noch nicht bekannte Combination des sehr seltenen anomalen Ursprunges der Arteria obturatoria aus der Arteria iliaca externa mit der einen Wurzel, und aus dem System der Arteria hypogastrica mit der anderen, also einer doppelwurzligen Arteria obturatoria mit dem von Hrn. Prof. Geh.-Rath Waldeyer beschriebenen, auch bis zur letzten Zeit ganz unbekannten Verlaufe derselben nicht in dem gleichnamigen Canale, sondern an der inneren Fläche der Membrana obturatoria, unter dem Musculus obturator internus bis zum Sitzhöcker, für welchen sie in diesem Falle die Rolle der Arteria nutriens zu spielen pflegt.

Von den übrigen Aesten der Arteria hypogastrica kann man bemerken, dass die Glutea superior sehr hoch, höher als die Ilio-lumbalis entspringt,

und dass die Sacrales laterales schon aus ihr, nicht aus der Hypogastrica entstammen. Die Arteria pudenda communis entsprang auch sehr hoch, aus einem mit der Arteria umbilicalis und vesicalis gemeinsamen Stamme. Die übrigen Einzelheiten sind aus der nebenstehenden Abbildung ganz genügend ersichtlich.

Wenden wir uns jetzt zu der Frage, wie und aus welcher Quelle die normaler Weise von der Arteria obturatoria versorgte Gegend in diesem



Schematische Darstellung der topographischen Verhältnisse im Trigonum subinguinale.

Falle vom Blute genährt war, so müssen wir den weiteren Verlauf der Arteria iliaca externa nach ihrem Durchtritte unter dem Poupart'schen Bande untersuchen. Im Trigonum subinguinale angelangt, theilt sich die Arterie in zwei ungefähr gleich starke Aeste, von denen der dickere (7·5 ^{mm}) die Fortsetzung des Hauptstammes, der schwächere (6·5 ^{mm}) die Arteria profunda femoris darstellt. Die Theilung findet 28 ^{mm} unter dem Poupart'schen Bande statt. Von dem weiteren Verlaufe der Arteria femoralis

ist nichts Besonderes zu erwähnen. Die Arteria profunda femoris aber, welche an dem Praeparate die Hauptrolle in der Ernährung des Oberschenkels zu haben scheint, giebt zahlreiche Verästelungen ab.

In erster Linie ist ein 4 mm dicker Ast zu erwähnen, welcher aus der medialen Peripherie der Arteria profunda femoris, ungefähr in der Ebene ihrer Abgangsstelle von dem Hauptstamme entspringt und mit seinem Anfangstheile horizontal hinter der Vena cruralis verläuft, nachdem aber, nach sehr kurzem Verlaufe von nur 6 mm, sich in zwei ungleich starke Aeste theilt. Der untere, stärkere, $3^1/_2$ mm dicke Ast verläuft mit leichter Krümmung nach innen und unten, giebt die Arteriae pudendae externae ab, geht unter den Musculus pectineus und zerfällt an dessen medialer Fläche in mehrere Zweige, welche den Musculus pectineus, Adductor longus und brevis und den Obturator externus versorgen. Das ist eben der die fehlende Arteria obturatoria vertretende Ast und er ist es insbesondere, welcher die normaler Weise von der Arteria obturatoria versorgte Regio obturatoria ernährt. Seine Zweige sind ungefähr $2—1^1/_2$ mm stark, der eine von ihnen steigt an der medialen Seite des Annulus externus canalis obturatorii bis zur vorderen Fläche der Symphysis ossium pubis empor, und giebt Muskeläste zum Musculus obturator externus und Adductor longus, der andere verläuft medial und nach unten und versorgt den Musculus adductor longus, der dritte begiebt sich nach hinten und nach unten, um sich vorzüglich in dem Musculus obturator externus zu verlieren. Mit allen eben genannten, gewissermaassen vicariirenden Aesten dieser die Regio obturatoria versorgenden Arterie treffen die Zweige des Nervus obturatorius zusammen, welch letzterer in dem gleichnamigen Canale in voller Einsamkeit liegt und aus dem Annulus externus desselben heraustretend, gerade in dieselbe Gegend gelangt, welche in diesem Falle von der eben beschriebenen Arteria obturatoria vicaria versorgt wird.

Der obere, schwächere, $2^1/_2$ mm dicke Ast ist nichts anderes als die Arteria epigastrica inferior. Aus dem, mit der Arteria obturatoria vicaria gemeinsamen Stamme entsprungen, steigt sie im leichten, mit der Convexität nach innen und unten gerichteten Bogen erst an der hinteren, dann an der medialen Peripherie der Vena cruralis, in der nächsten Nachbarschaft mit der letzteren liegend, bis zum Poupart'schen Bande empor und nimmt, an letzterem angelangt, ihren normalen Verlauf an. Gerade an der Stelle, wo sie an die mediale Peripherie der Vena cruralis gelangt, giebt sie einen feinen, ungefähr 1 mm messenden Ast zu den oberen Bündeln des Musculus pectineus ab, und gerade nach ihrem Durchtritte unter dem Poupart'schen Bande, an der ventralen Fläche desselben, den $1^1/_2$ mm starken Ramus pubicus, welcher mit dem gleichnamigen Aste der Arteria obturatoria spuria, wie es schon oben erwähnt war, zu anastomosiren scheint.

Aus dieser Beschreibung des Ursprunges und des Verlaufes der Arteria epigastrica inferior an meinem Praeparate ist einleuchtend, dass dieselbe zu den beiden grossen Canales inguinalis und cruralis ganz andere Beziehungen eingehen musste, als das die Norm ist. Was den Canalis cruralis anbetrifft, so war die anomale Arteria epigastrica inferior in ihm selbst gelegen und zwar an seiner äusseren Wand, lateralwärts an die Vena cruralis anstossend. Sie verlief weiter, immer an der medialen Seite der Vena cruralis, also dorsalwärts vom Cornu superius processus falciformis, stieg zum Annulus internus canalis cruralis und dann, an der lateralen Peripherie der im Schenkelringe gelegenen Lymphdrüse nach oben umbiegend, um ihren gewöhnlichen Verlauf anzunehmen.

Was den Canalis inguinalis anbetrifft, so kam die anomale Arteria epigastrica inferior nur mit der medialen Peripherie seiner inneren Oeffnung in nähere Beziehung, während sie normaler Weise dieselbe nicht nur von der medialen Seite, sondern auch von unten zu umkreisen pflegt in Form eines stark nach unten und innen convexen Bogens. An meinem Praeparate waren diese Beziehungen in der Art verändert, dass der nach unten vom Annulus internus canalis inguinalis liegende Theil des Bogens, in Folge des anomalen Ursprunges der Arterie ganz fehlte, und so konnte die letztere nur mit der medialen Seite des Annulus in Berührung kommen.

5 ^{cm} unter dem Arcus cruralis entsprang aus der Arteria profunda femoris die 4 ^{mm} dicke Arteria circumflexa femoris medialis und 6 ^{cm} unterhalb desselben die 5 ^{mm} starke Arteria circumflexa femoris lateralis, welche beide ihren normalen Verlauf und Verzweigung hatten und nichts Auffallendes darboten. Der Ast zum Hüftgelenke wurde von der Arteria circumflexa femoris medialis abgegeben. Der weitere Verlauf der Arteria profunda femoris und der Arteria femoralis zeigte keine Abweichungen von der Norm.

Aus der obigen Beschreibung des Praeparates geht hervor, dass es sich hier um eine zweifache Anomalie handelte: die eine im Bereiche der Arteria obturatoria und die andere im Gebiete der Arteria epigastrica inferior und dass beide mit einander in der Weise zusammenhingen, dass die Arteria obturatoria vicaria mit der anomalen Arteria epigastrica inferior einen gemeinsamen Ursprung hatte. Im Gebiete der Arteria obturatoria stellte sich die anomale Einrichtung in der Weise dar, dass die Arterie mit zwei Wurzeln, der einen schwächeren, zwar normalen aus dem Gebiete der Arteria hypogastrica, und der anderen stärkeren, ganz anormalen aus der Arteria iliaca externa entsprang, dass aber diese zweiwurzelige Arterie sich nicht als eine echte Obturatoria erkennen liess, indem sie nicht in den Canalis obturatorius eindrang, sondern an der ventralen Fläche der Membrana obturatoria, genau in der von Hrn. Prof. Geh.-Rath Waldeyer

beschriebenen Weise ihren Verlauf und ihre Endigung gefunden hatte. Im Gebiete der Arteria epigastrica inferior hat eine derartige Anomalie stattgefunden, dass dieselbe nicht knapp oberhalb, sondern weit unterhalb des Poupart'schen Bandes und nicht aus der Arteria iliaca externa, sondern aus der Arteria profunda femoris durch einen die fehlende Obturatoria vertretenden Ast ihren Ursprung genommen hat. Demgemäss wies ihr Verlauf sowohl als auch ihre topographischen Beziehungen zum Canalis cruralis und inguinalis eine Reihe wesentlicher Abweichungen vom gewöhnlichen auf.

Aus der sehr umfangreichen Litteratur will ich in aller Kürze nur dasjenige herausgreifen, was auf das im Vorstehenden geschilderte Praeparat unmittelbar Bezug hat. Zunächst ist zu bemerken, dass der höchst eigenartige Verlauf der Arteria obturatoria unterhalb des Musculus obturator internus den älteren Anatomen gänzlich unbekannt war; erst in neuester Zeit ist man auf derartige Vorkommnisse aufmerksam geworden, als Prof. Geh.-Rath Waldeyer den Nachweis erbrachte, dass man ausser den zwei bis jetzt bekannten und von den meisten Autoren erwähnten Aesten der Arteria obturatoria (Ramus anterior et posterior), noch einen dritten nicht unbeträchtlichen Ast zu unterscheiden hat.

„Der hintere Endzweig der Arteria obturatoria, sagt Prof. Waldeyer,[1] giebt, bevor er auf die Schenkelseite der Membrana obturatoria tritt, regelmässig einen langen Ast ab, der auf der Beckenseite dieser Membrana bis zum Tuber ischii herabläuft, ungefähr genau gegenüber dem eben erwähnten allgemein bekannten Ast auf der Schenkelseite der Membran (Ramus posterior). Man findet den Beckenseitenast sehr leicht, wenn man von der Beckenöffnung des Canalis obturatorius einen Schnitt zum Tuber ischii führt und mit diesem Schnitte vorsichtig den Musculus obturator internus bis zur Membrana obturatoria spaltet."

Prof. Waldeyer hat unter etwa 50 untersuchten Fällen diesen Ast niemals vermisst, obgleich er die Möglichkeit seiner Abwesenheit nicht leugnen will, „diese Möglichkeit ist zuzugeben". Für diesen von Prof. Waldeyer beschriebenen Beckenseitenast der Arteria obturatoria würde sich vielleicht die Benennung „Ramus internus" empfehlen; er ist oft der stärkere von den drei Aesten und, wie Prof. Waldeyer annimmt, kommt er besonders dann vor, wenn die Arteria obturatoria aus der Arteria epigastrica inferior oder femoralis entspringt. Der Ast erscheint in diesen Fällen als directe Fortsetzung des Stammes und reicht mit fast unverminderter Stärke vom Canalis obturatorius bis zum Tuber ischii.

[1] Bemerkungen zur Anatomie der Arteria obturatoria. *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der neunten Versammlung in Basel.* 1895. S. 100.

Der abwärts gerichtete Ursprung der Arteria epigastrica inferior allein für sich oder in Gemeinschaft mit der Arteria obturatoria wird erwähnt in dem Varietätenverzeichniss von Prof. W. Krause.[1] So schreibt er auf S. 308 seines Werkes: „wenn sie (Arteria epigastrica inferior) unterhalb des Arcus cruralis entspringt, so steigt sie mehr oder weniger schräg an der medialen Seite des A. cruralis aufwärts, um durch den Annulus cruralis hinter den Arcus cruralis zu treten, sie giebt dann auch gewöhnlich Aeste an den Musculus pectineus, Rr. inguinalis, oder auch eine Art. pudenda externa ab. Bei diesem Verlaufe kann sie bei der Operation des Schenkelbruches durch einen lateralwärts geführten Schnitt verletzt werden.“

Ueber den doppelten Ursprung der Arteria obturatoria mit zwei Wurzeln findet man eine erschöpfende Zusammenstellung der dazu gehörenden Litteratur in dem eben genannten Varietätenverzeichniss von Prof. W. Krause, in der umfangreichen Statistik von Quain,[2] in der ausgezeichneten Dissertation von Dr. Jaschtschinski[3] u. A. Es handelt sich aber in der Mehrzahl der Fälle um den Ursprung der Arteria obturatoria aus der Arteria hypogastrica und der Arteria epigastrica inferior, ihr Vorkommen aus der Arteria iliaca externa gehört, wie oben erwähnt, zu den grossen Seltenheiten.

Wie es nicht selten in den anatomischen Anstalten sich ereignet, stiess ich gerade zu derselben Zeit, als ich mein Praeparat in Arbeit genommen hatte, noch auf eine weitere Anomalie, welche fast genau den gleichen Charakter trug wie die obige, und welche mir Hr. College Dr. K. J. Suslow im Secirsaale des hiesigen Anatomicums demonstrirte. Es handelte sich um dieselbe Anomalie im Gebiete der Arteria obturatoria, insbesondere um einen doppelten Ursprung derselben und zwar aus der Hypogastrica mit einer Wurzel und aus der Iliaca externa mit der anderen; beide hatten ungefähr gleiche Stärke. Die Arterie schien in den Canalis obturatorius nicht einzugehen, sondern verlief, wie an meinem Praeparate, an der ventralen Fläche der Membrana obturatoria, vom Musculus obturator internus bedeckt bis zum Sitzhöcker hinab. Die Arteria epigastrica inferior hatte ihren normalen Ursprung und Verlauf. Von den weiteren Einzelheiten musste abgesehen werden, da an diesem zweiten Praeparate in Folge schlechter Injection — die Poplitea enthielt keine Injectionsmasse! — von einer Betrachtung der feineren Verzweigungen im Canalis obturatorius nicht die Rede sein konnte. Jedenfalls konnte man annehmen, dass auch in diesem Falle eine doppelte Arteria obturatoria vorlag, welche sich nicht in den

[1] Henle, *Gefässlehre.* 1876.

[2] *The anatomy of the arteries of the human body.* London 1844.

[3] *Die Abweichungen der Arteria obturatoria und deren Beziehung zum Schenkelringe und zur Schenkelhernie.* Warschau 1890 (russisch). — *Internationale Monatsschrift für Anatomie.* 1891.

Canalis obturatorius begab, sondern mit dem Waldeyer'schen Aste am Tuber ischii endete.

Die theoretische Bedeutung der soeben beschriebenen Anomalie unterliegt keinem Zweifel. Ungeachtet der enormen Mannigfaltigkeit von Anomalien der Arteria obturatoria kommt ein doppelter Ursprung derselben, besonders von der Arteria iliaca externa, höchst selten zur Beobachtung. Von nicht geringerem Interesse ist die Combination des anomalen Ursprunges mit dem totalen Mangel des im Canalis obturatorius liegenden Gefässes und der vollständigen Erschöpfung desselben in den Ramus internus Waldeyeri. Die gleichzeitig existirende Abnormität der Arteria epigastrica inferior bringt noch etwas Neues hinzu, vor Allem die Anwesenheit einer Arterie im Canalis cruralis. Wie würde sich diese normale Arteria epigastrica inferior zur Hernia cruralis verhalten, falls die letztere bei einem mit dieser Gefässanomalie behafteten Menschen sich entwickelte? Man kann vermuthen, dass die Arterie sich eher nach der lateralen Seite des Canals hin verlagern würde und demnach bei der Herniotomie keiner Gefahr ausgesetzt wäre, da die laterale Seite des Canals selbst und seiner inneren Oeffnung, aus wohl begreiflichen Gründen, immer für ein Noli me tangere anzusehen ist. Der Operateur würde von der Existenz einer so seltenen Anomalie während der Operation kaum etwas wahrnehmen.

Was die nähere Deutung der Entstehungsart der beschriebenen Gefässanomalie anbetrifft, so stehen wir hier einem bislang noch unaufgeklärten Räthsel gegenüber. Wenn man daran erinnert, dass für eine so häufige Arterienanomalie wie die aus der Epigastrica inferior entspringende Obturatoria noch keine befriedigende und endgültige Erklärung beigebracht worden ist, so begreift man, um wie viel schwerer es sein muss, so ausserordentlich rare Anomalien auf ihre Genese hin zu beurtheilen. Hier werden uns Gemeinplätze nicht weiter bringen, dagegen bleibt es ernsten Forschungen der Zukunft vorbehalten, für das immer noch dunkle Gebiet der Gefässanomalien den morphologischen Faden zu finden.

Das in dieser Mittheilung beschriebene Praeparat ist im Museum des St. Petersburger anatomischen Institutes niedergelegt.

Erklärung der Abbildung.

(Taf. XVIII.)

Die Abbildung stellt die linke Hälfte des Beckens in der Ansicht von der inneren Seite vor. Das Kreuzbein und die Schamfuge sind in der Medianebene durchsägt. Die vordere Bauchwand durch Hacken zur Seite geschoben. Musculus obturator internus und Fascia iliaca sind theilweise entfernt, um den Verlauf der darunter liegenden Gefässe und Nerven zu zeigen. Die Arterien sind roth, die Venen blau gehalten.

A. c. i. i. = Arteria circumflexa ilium interna.
A. e. i. = Arteria epigastrica inferior.
A. g. i. = Arteria glutea infer.
A. g. s. = Arteria glutea super.
A. i. c. = Arteria iliaca communis.
A. i. e. = Arteria iliaca externa.
A. i. i. = Arteria iliaca interna.
A. i. l. = Arteria ilio-lumbalis.
A. o. h. = Radix hypogastrica arteriae obturatoriae.
A. o. i. = Radix arteriae obtur. et art. iliaca externa.
A. p. = Arteria pudenda.
A. s. l. = Arteria sacralis lateralis.
A. s. m. = Arteria sacralis media.
A. u. = Arteria umbilicalis.
A. v. s. = Arteria vesicalis super.
Cn. o. = Canalis obturatorius.
F. il. = Fascia iliaca.
Gl. H. = Glandula Hesselbachi.
Lg. sp. s. = Ligam. spinoso-sacrum.
Lg. tb. s. = Ligam. tuberoso-sacrum.
Mb. o. = Membrana obturatoria.
M. g. m. = Musc. gluteus maxim.
M. i. c. = Musc. ischio-cavernosus.
M. i. i. = Musc. iliacus internus.
M. o. i. = Musc. obturator intern.
N. o. = Nervus obturatorius.
N. c. f. l. = Nerv. cutan. femoris lateralis.
P. a. a. = Paries anterior abdominis.
Pl. sc. = Plexus sacralis.
Prm. = Promontorium.
R. h. p. = Ramus horizontalis ossis pubis.
R. i. W. = Ramus internus arter. obturatoriae Waldeyeri.
R. p. e. = Ramus pubicus arteriae epigastricae inferioris.
R. p. o. = Ramus pubicus arteriae obturatoriae.
Sy. = Symphisis ossium pubis.
Tb. i. = Tuber ischii.
V. e. i. = Vena epigastrica inferior.
V. i. e. = Vena iliaca externa.

Ueber das Wesentliche in der Zelle.

Von

R. Altmann.

In einer kleinen Replik[1] habe ich versucht, die Behauptung Waldeyer's, die er gelegentlich[2] aufgestellt hat, dass ich über das Wesentliche in der Zelle noch nicht ins Reine gekommen zu sein scheine, zu widerlegen.

In dem citirten Aufsatze Waldeyer's heisst es: „Im Zellenkörper ist also das intergranuläre Netz, wie Altmann auf der anatomischen Versammlung in Wien gesagt hat, der wesentliche Bestandtheil, die Matrix des Uebrigen. Es bildet mit den Anhäufungen seiner Substanz, wie sie sich gewöhnlich um den Kern herum finden, das sogenannte intacte Protoplasma, den embryonalen Protoplasmarest der Autoren.“ Da er aber andererseits angiebt, dass, wenn innerhalb der gröberen Intergranularsubstanz die letzten lebenden Elementarkörperchen, sie mögen schon sichtbar gemacht sein oder nicht, erreicht seien, dann (seiner Ansicht nach) die jetzt noch übrig bleibende zwischengelagerte Substanz todt und der Gallerte der Zoogloea vergleichbar sei, so muss ich bekennen, dass Altmann mir mit seiner Auffassung vom Wesentlichen bei der Zelle noch nicht ins Reine gekommen zu sein scheint, als er dieses schrieb.

Da mir der Zusammenhang zwischen der Kritik Waldeyer's und meinen Worten nicht ganz verständlich war, so schrieb ich an ihn und bat um Aufklärung.

Die Antwort des Hrn. Waldeyer auf meine Bitte lautete folgendermaassen:

---

[1] Ueber Granula- und Intergranularsubstanzen. *Dies Archiv.* Anat. Abthlg. 1896. S. 360.

[2] Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. *Deutsche medicinische Wochenschrift.* 1895. S. 729.

Sehr geehrter Herr College!

Für das Wesentliche in der Zelle halte ich das Lebendige in ihr. Nun sagen Sie (anatomische Versammlung in Wien), das intergranuläre Netz sei der wesentliche Bestandtheil der Zelle, die Materie des Uebrigen, meinen aber dann, dass sie absterbe, todt sei, wenn die letzten lebenden Elemente von ihr gebildet sind. Auch in Ihrem Briefe vom 7. halten Sie daran fest, dass jede Vitalität an corpusculäre Elemente gebunden sei, und sind dieses Ihre eigenen Worte.

Ich meine nun, dass wenn die Intergranularsubstanz die lebenden Granula erzeugen kann, sie selbst lebend sein muss; bei dem gegenwärtigen Zustand unserer terrestrischen Materie wird aus todtem Material nichts Lebendes mehr erzeugt. Ich weiss wohl, dass Sie die Intergranularsubstanz erst dann als todt ansehen, wenn das letzte Granulum aus ihr erzeugt ist. Ist dieser Zustand aber erreicht, dann besteht sie, Ihnen zu Folge, aus lebenden Granulis und todter Intergranularsubstanz. Jedermann wird mit mir einig sein, wenn ich das Lebende an der Zelle als ihr Wesentliches bezeichne. Ergo wären in diesem Zustande die Granula das Wesentliche an der Zelle. Sonach hätten wir zwei Zustände in der Zelle zu unterscheiden, einen mehr jugendlichen, während dessen noch immer Granula erzeugt würden, und einen definitiven, festeren; die Granula wären jetzt das Lebendige, das ist das Wesentliche der Zelle, der Rest der früheren Intergranularsubstanz wäre todt, also wäre er unwesentlich geworden.

Dies musste ich aus Ihren Worten schliessen und das veranlasste mich zu dem Ausspruch, mit dem ich Ihnen, dessen Verdienste um die Zellenlehre ich wohl mehr als irgend ein Anderer anerkannt habe, keineswegs zu nahe treten wollte. Wer von uns Allen wird denn sagen können, dass er das Wesentliche in der Zelle schon erfasst habe? Ich meine es ganz bescheiden, wenn ich vorhin sagte, das Lebende in der Zelle halte ich für ihr Wesentliches. Nun schien mir aber darin, dass Sie einmal die Intergranularsubstanz als das Wesentliche und die Materie des Uebrigen ausdrücklich ansprachen, dann aber die Granula als lebend ansehen und die letzte übrigbleibende Intergranularsubstanz für etwas Todtes halten, ein Widerspruch zu liegen, über den ich nicht hinaus kann.

Es giebt auch sonst allerlei Schwierigkeiten (wenn wir z. B. an die Vermehrung der Zellen, an ihr Verhalten bei Reizzuständen denken), die Intergranularsubstanz für etwas Todtes auf irgend einer Phase der Zellexistenz anzusehen.

Ich hoffe, Sie werden sehen, dass ich nicht so obenhin meine Zweifel geäussert habe. Diese mussten mir kommen, wenn ich ganz im Allgemeinen das Lebendige in der Zelle als ihr Wesentliches auffasse.

Ich füge meinen Zeilen noch den Wunsch bei, dass Ihr Aufenthalt in dem so trefflich gelegenen und geeigneten Hubertusburg Ihren überarbeiteten Nerven recht bald wieder die schon so vielfach bewährte Schaffensenergie und Schaffensfreudigkeit wiedergeben möge!

Ihr hochachtungsvoll ergebener
W. Waldeyer.

Ich bin stolz darauf, das Interesse und die Anerkennung eines so competenten Gelehrten, wie Waldeyer es ist, erweckt und erworben zu haben. Man muss mit der Materie und der Idee gekämpft haben, wie ich, um den Werth solcher Worte zu schätzen und das Wohlthuende darin empfinden zu können.

Meine oben citirten Worte, die Waldeyer für seine kritischen Bemerkungen verwerthet und deren Authenticität ich voll anerkenne, lauteten also, dass, wenn innerhalb der gröberen Intergranularsubstanz die letzten lebenden Elemente erreicht seien, sie mögen schon sichtbar gemacht sein oder nicht, dann nach meiner Ansicht die jetzt noch übrig bleibende Substanz todt und der Gallerte der Zoogloea vergleichbar sei.

Diese Worte deutet nun Waldeyer in seinem Briefe so, als wenn ich der Meinung wäre und die Meinung ausgesprochen hätte, dass die Intergranularsubstanz absterbe, wenn die letzten lebenden Elemente von ihr gebildet seien, und meint selbst, dass wenn die Intergranularsubstanz die lebenden Granula erzeugen kann, sie auch lebend sein muss.

Meine eben erwähnten und gesperrten Worte enthalten von Allem diesem nichts; ich sage nicht, dass die Intergranularsubstanz absterbe, oder gar lebende Granula erzeuge bezw. bilde, sondern meine Worte vertreten allein die Vorstellung, dass wenn in unseren Bestrebungen nach immer feineren Details schliesslich die feinsten Körnchen von uns erreicht sind, die zwischen diesen liegende Zwischensubstanz todt und indifferent sein muss, weil sie keine lebenden Elemente mehr hat, was aber an sich todt ist, kann nicht sterben.

Die Interpretationen Waldeyer's, die derselbe meinen Worten angedeihen lässt, beruhen offenbar — wie ich dieses schon in meiner oben citirten Replik betont habe — darauf, dass Hr. Waldeyer auch hier übersehen hat, dass wenn ich von der Intergranularsubstanz spreche, hiermit zwei diametral entgegengesetzte Arten derselben von mir gemeint sind, nämlich erstens die groben Intergranularnetze, welche die reifen grossen,

nicht mehr vitalen Stoffwechselkörner der Zelle einschliessen, und jene feinen Netze, die, ein Bestandtheil der groben Netzsubstanz selbst, die feinsten Körnchen enthalten und mit diesen zusammen die ganze Substanz der groben Intergranularnetze ausmachen.

Da demnach die groben Intergranularnetze alle lebenden Elemente der Zelle enthalten, die Stoffwechselkörner aber aus diesen lebenden, kleinsten granulären Elementen durch assimilatorisches Wachsthum hervorgehen, so habe ich die groben Intergranularnetze mit vollem Recht das Wesentliche in der Zelle, die Materie des Uebrigen genannt.

Mit dem gleichen Recht nenne ich die feinen Netze, das heisst die Intergranularsubstanz der kleinsten primären, noch intacten Granula todt und indifferent, weil sie keine lebenden Elemente mehr enthalten kann und augenscheinlich nur als Leitwege für jene gelösten Nährstoffe dient, die das assimilatorische Wachsthum der primären Granula und ihren Uebergang in grosse reife Stoffwechselkörner ermöglicht.

Meine ganze Lehre steht und fällt mit dem Satz: omne granulum e granulo, und ich habe — wie auch Waldeyer dieses in seinem Schreiben hervorhebt — stets vertreten, dass jede Vitalität an corpusculäre Elemente gebunden sei, und diese letzteren nur durch Theilung gleichartiger Individuen hervorgehen können. Waldeyer ist also ganz meiner Meinung, wenn er sagt: dass aus todtem Material nichts Lebendes entstehen kann.

Ich hoffe, dass Hr. Waldeyer, als Kritiker von reinster Objectivität, das Berechtigte meiner Entgegnungen anerkennen und zugeben wird. Sollten jedoch noch jetzt weitere Differenzen in jenen Fragen zwischen uns bestehen, so würde ich mich freuen, wenn Hr. Waldeyer mich darüber belehren wollte. Ich lerne gern und werde ein Schüler meiner Wissenschaft bleiben mein Lebelang!

Im Uebrigen stimme ich mit Waldeyer darin völlig überein, dass wir Alle noch nicht das Wesentliche in der Zelle erfasst haben.

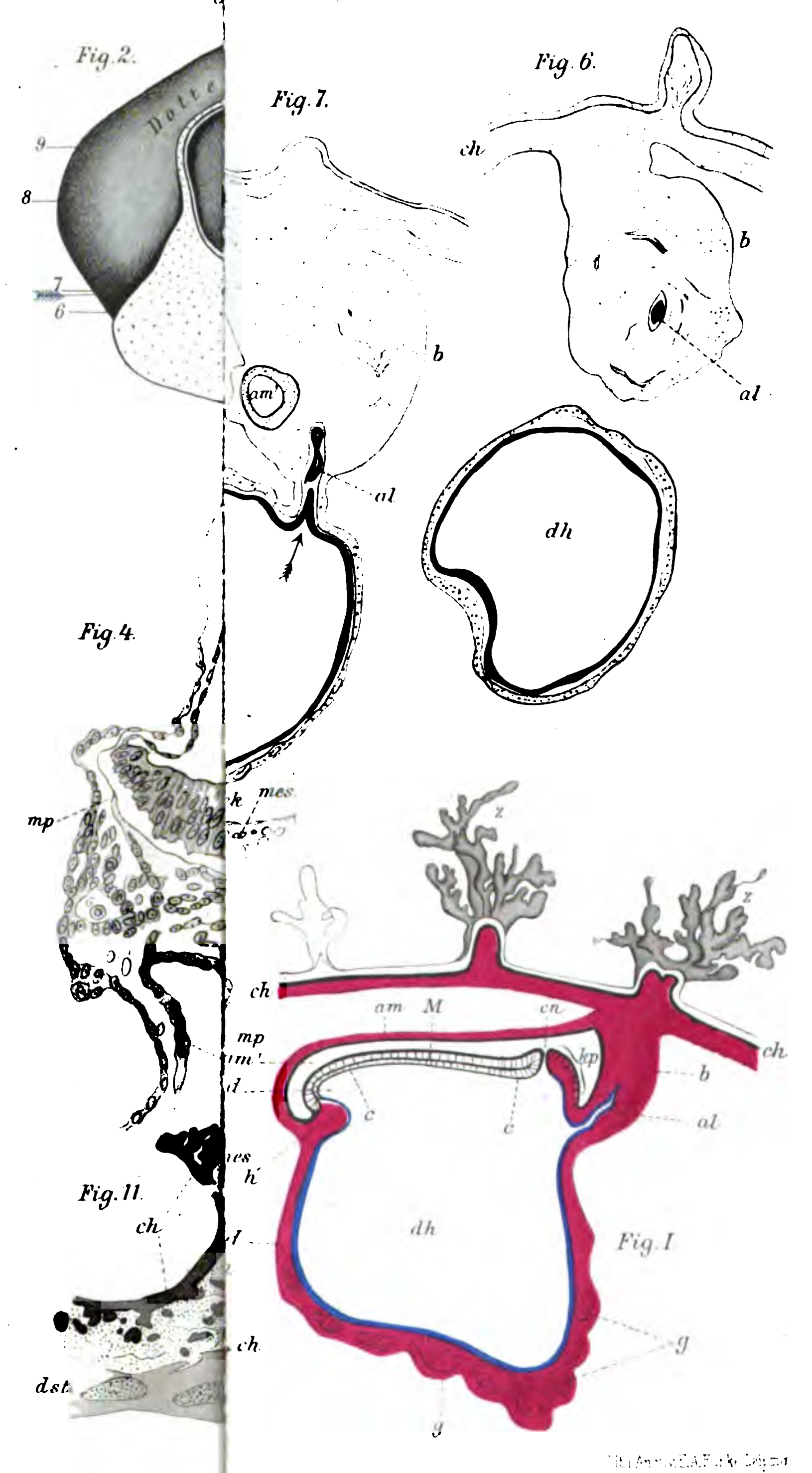
Wenn wir auch für die Erkenntniss der vegetativen Processe bereits eine feste Grundlage haben, die durch begabte Forscher auch auf die Pflanzen und selbst auch auf die niederen Lebewesen ausgedehnt worden ist, und wenn durch alle beigebrachten sehr zahlreichen Thatsachen der Beweis geliefert ist, dass sämmtliche vegetativen Vorgänge aller Lebewesen sich in und mit den Granulis vollziehen, so sind doch die animalen Leistungen und Vorgänge im thierischen Organismus bisher unserer directen Beobachtung noch nicht zugänglich geworden und es ist noch nicht gelungen den Zusammenhang dieser Leistungen mit ihren materiellen Substraten aufzudecken und in ihrem Wesen zu verstehen.

Die Schuld hierfür liegt augenscheinlich daran, dass die animalen Vorgänge auf molecularen Bewegungen und Verschiebungen beruhen. Die

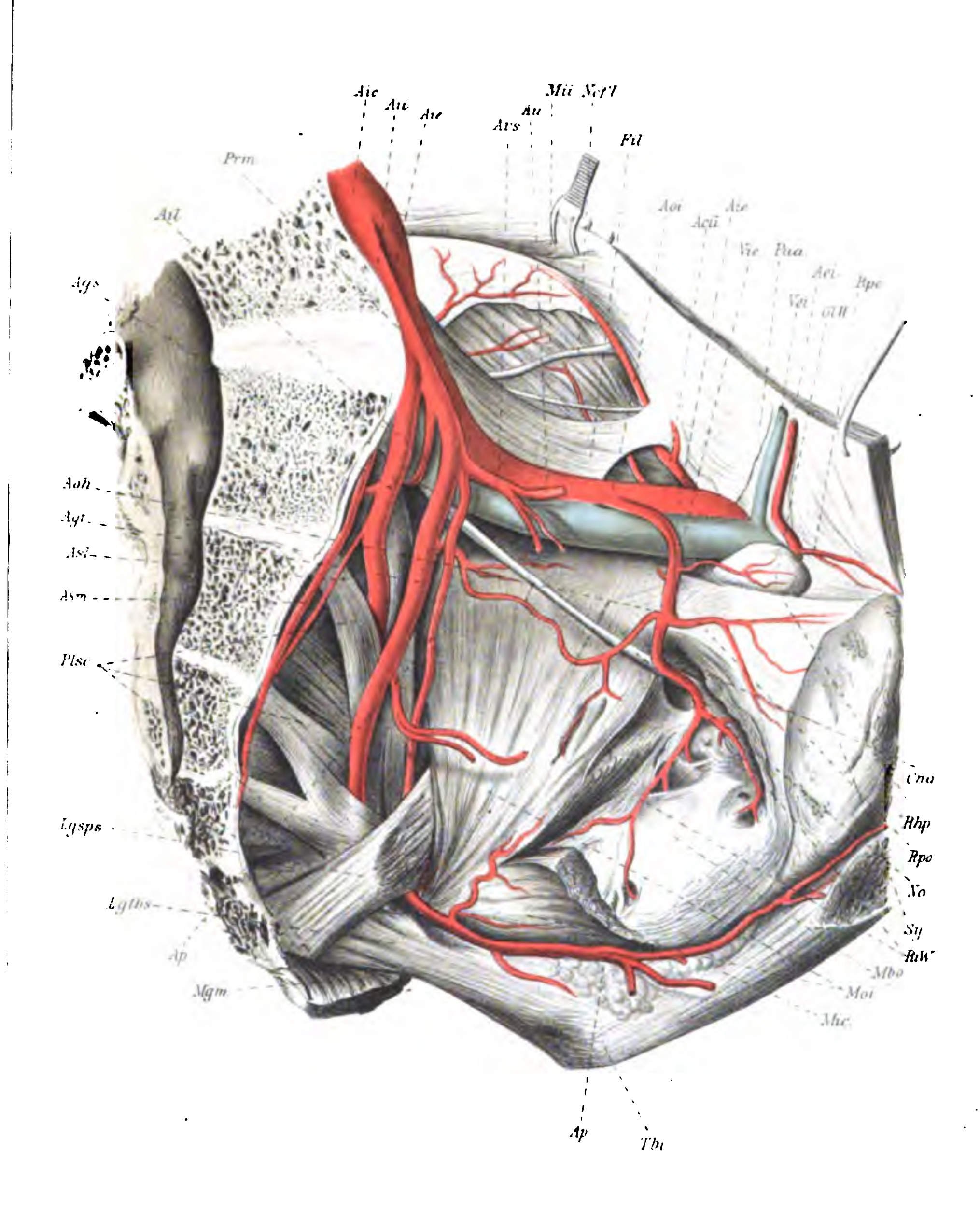
Perception der Wellenbewegungen des Lichtäthers, der elektrischen Kraft und der Wärmeenergie und ihre Uebertragung in moleculare Bewegungen der nervösen Substanzen innerhalb der Nervenendorgane, endlich die specifische Empfindung derselben im Gehirn sind Dinge, die wir wohl mit Analogie und Hypothese berühren dürfen, deren wirkliche Erkenntniss aber wohl für immer verschlossen bleiben wird.

Auch die Hypothese hört auf wirksam zu sein, wenn wir die Psychè selbst mit ihren zahllosen Variationen und Vibrationen in ihrem unleugbaren Zusammenhang mit der Materie begreifen wollen; die Psyche ist unser eigenstes Eigenthum, und doch stehen wir vor ihr wie vor einem wunderbaren dunklen Räthsel, das wir nie lösen werden, und vor dem wir uns in Demuth beugen müssen.

Es ist gut, wenn der Mensch in seiner Denksphaere Grenzen findet, die er nicht überschreiten kann. Der Philosoph neigt mehr zur Ueberschätzung seines Alles umfassen sollenden Geistes; der Denker der Natur ist öfter in der Lage sein Nichtwissen und Nichtkönnen einzugestehen und tröstet sich mit dem Gedanken, dass er das anstrebt und leistet, was die Umstände und sein Talent ihm gestatten.


Fig. 2.
Dotte
9
8
7
6
Fig. 7.
am
b
al
Fig. 6.
ch
b
al
dh
Fig. 4.
mp
k
mes
Fig. 11.
ch
ch
dst
mes
h
z
z
ch
am
M
cn
mp
kp
ch
b
d
c
c
al
dh
Fig. I
g
g




Aic
Aii
Aie
Mii
Au
Ars
Fil
Prm
Ail
Ags
Aoi
Acii
Vie
Paa
Aei
Bpe
Vei
Aoh
Agt
Asl
Asm
Plsc
Lgsps
Lgtbs
Ap
Mgm
Cno
Rhp
Rpo
No
Sy
Mbo
Moi
Mic
Ap
Tbi

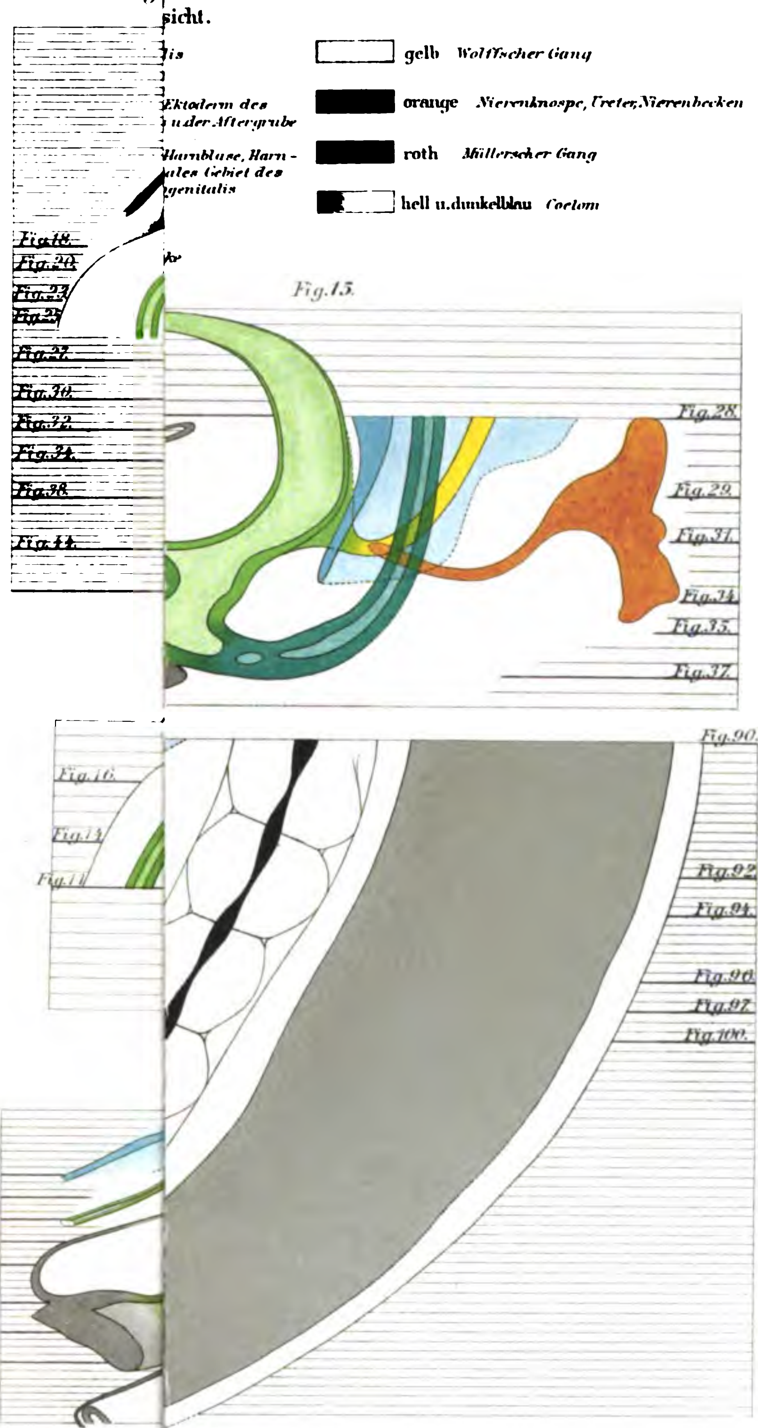
Veit & Comp.

Md.
MU.G
Fig. 11b
WrG.
MU.G
u.E.
Fig. 11a
WrG.
MU.G.
H.
U.
H.R.
MU.H.
Sin.ug

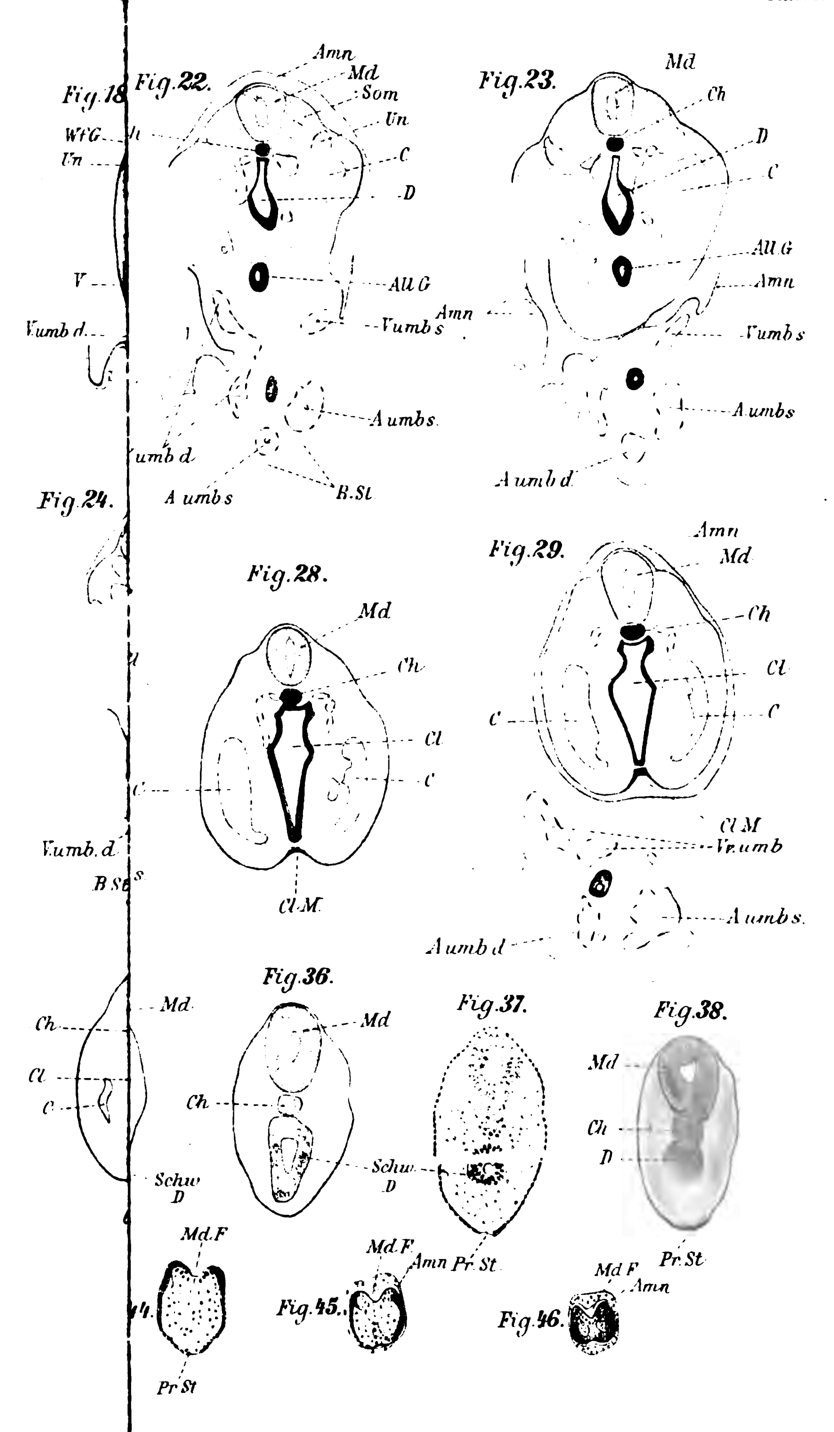
Fig. 9.

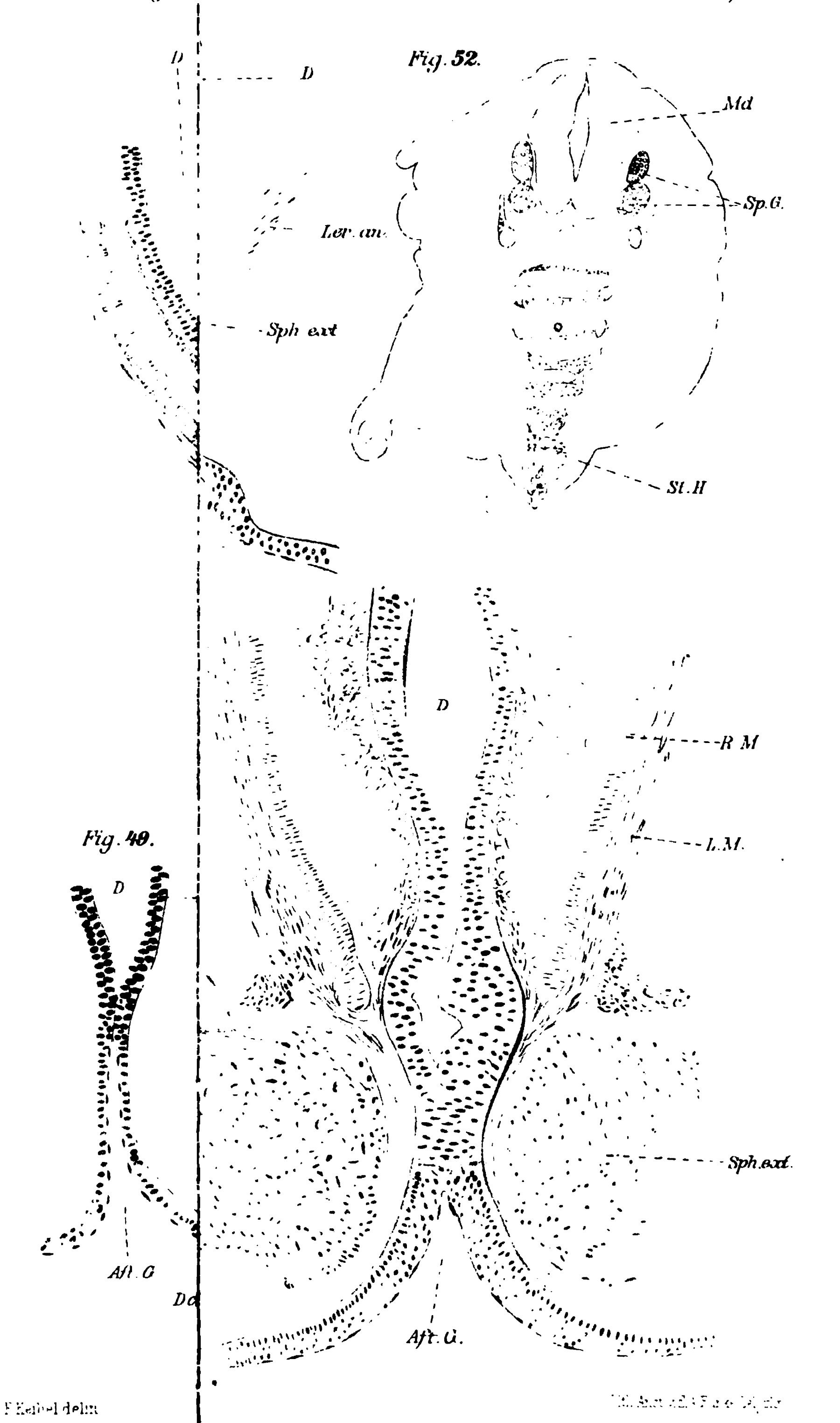
Ch.
Md.
Clitoris
Glans
Ep.H.
D.
U.
Ep.H.Gd
D.
G.W.
Ch.
G.F.
Md.

Fig. 10.

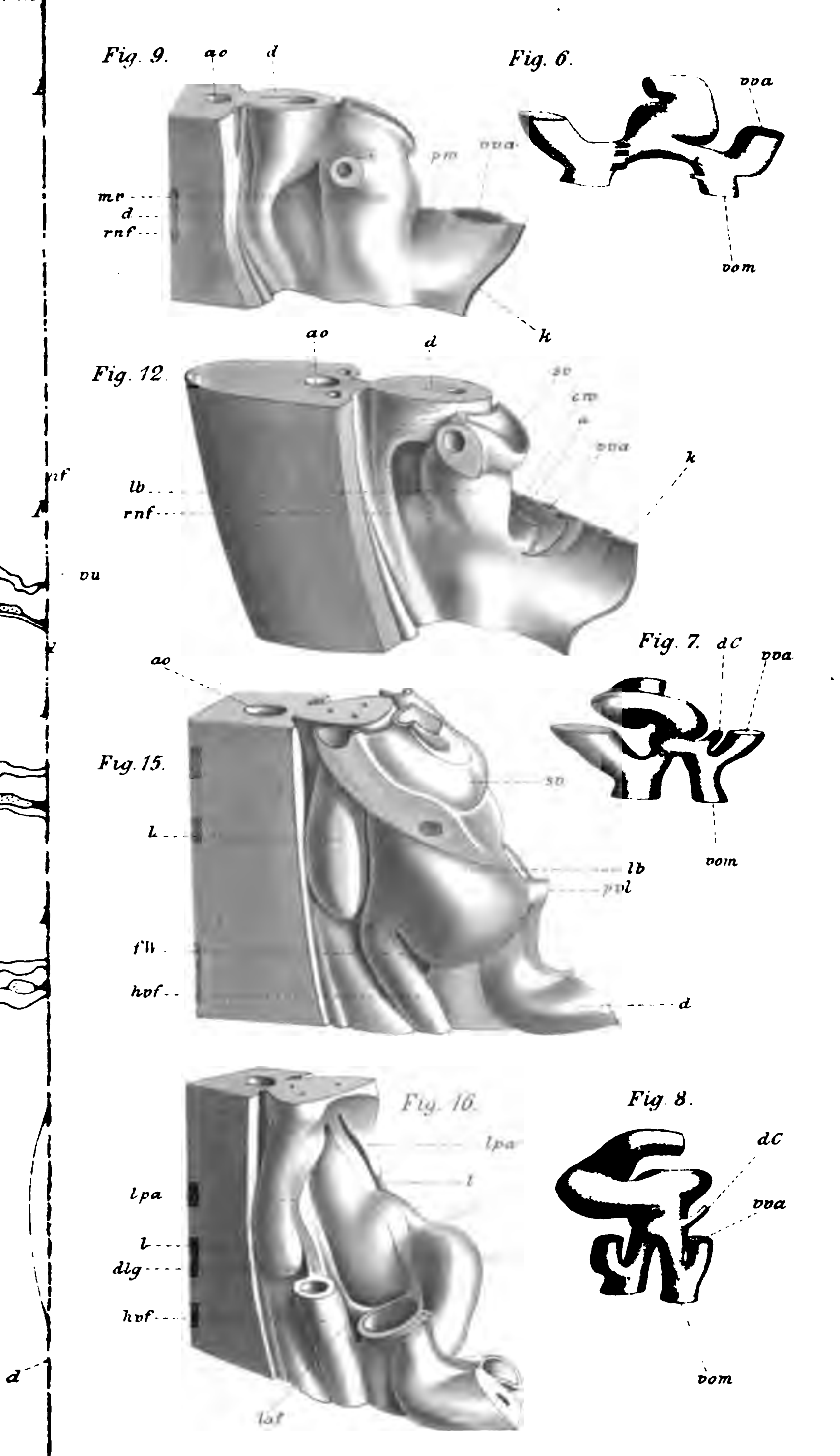


R. Schilling delin.

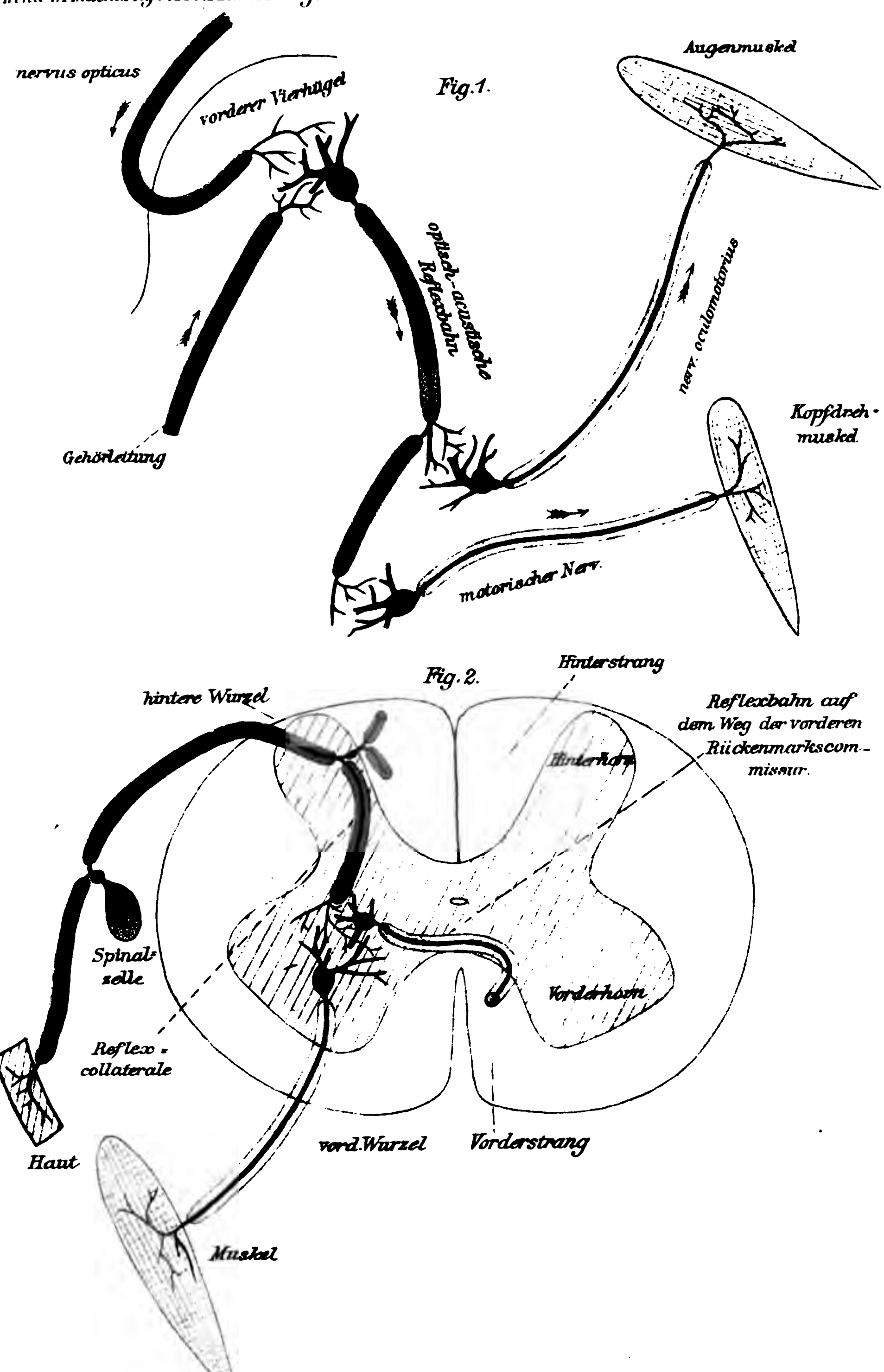

Fig. 18
WfG
Un
V
Vumb d.
Fig. 22.
Amn
Md
Som
Un
C
D
All G
Vumb s
A umbs.
umb d.
A umb s
B. St
Fig. 23.
Md
Ch
D
C
All G
Amn
Amn
Vumb s
A umbs
A umb d
Fig. 24.
Vumb. d
B St
Fig. 28.
Md
Ch
Cl
C
C
Cl M.
Fig. 29.
Amn
Md
Ch
Cl
C
C
Cl M
Vr. umb
A umbs.
A umb d
Md
Ch
Cl
C
Schw
D
Fig. 36.
Md
Ch
Schw
D
Fig. 37.
Pr St
Fig. 38.
Md
Ch
D
Pr St
Md F
Pr St
Fig. 45.
Md F
Amn
Fig. 46.
Md F
Amn



F. Keibel delin.



Lith. Anst. E.A. Funke, Leipzig



H. Held del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Verlag Veit & Comp. Leipzig.

Fig. 1.

Fig. 4.

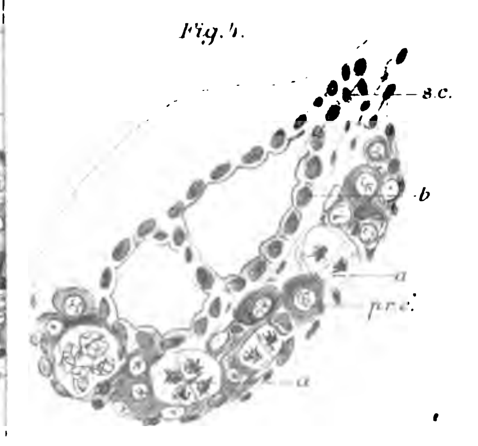


Fig. 5.

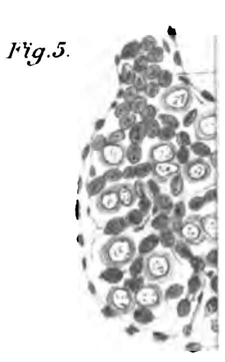


Fig. 8.

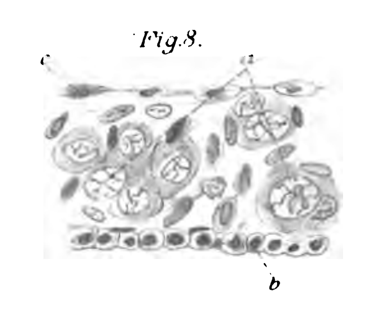
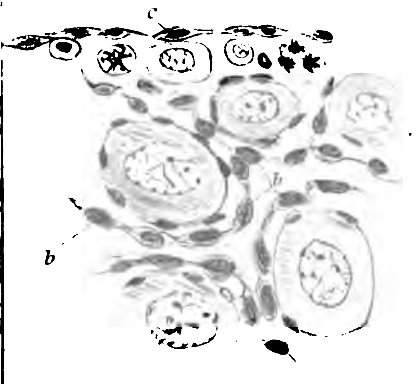


Fig. 9.



Fig. 12.



12

Fig. 1.

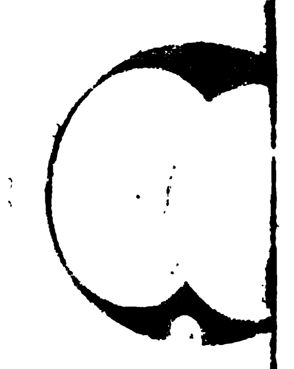


Fig. 5.

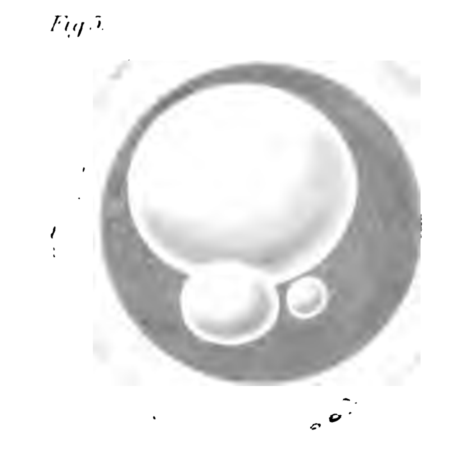


Fig. 3.



Fig. 7.

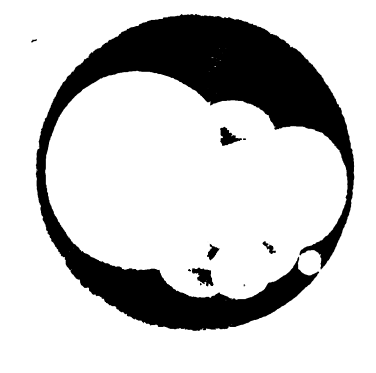
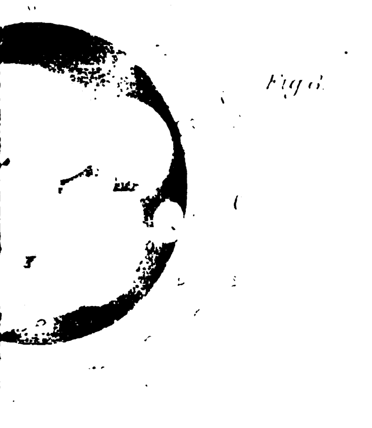
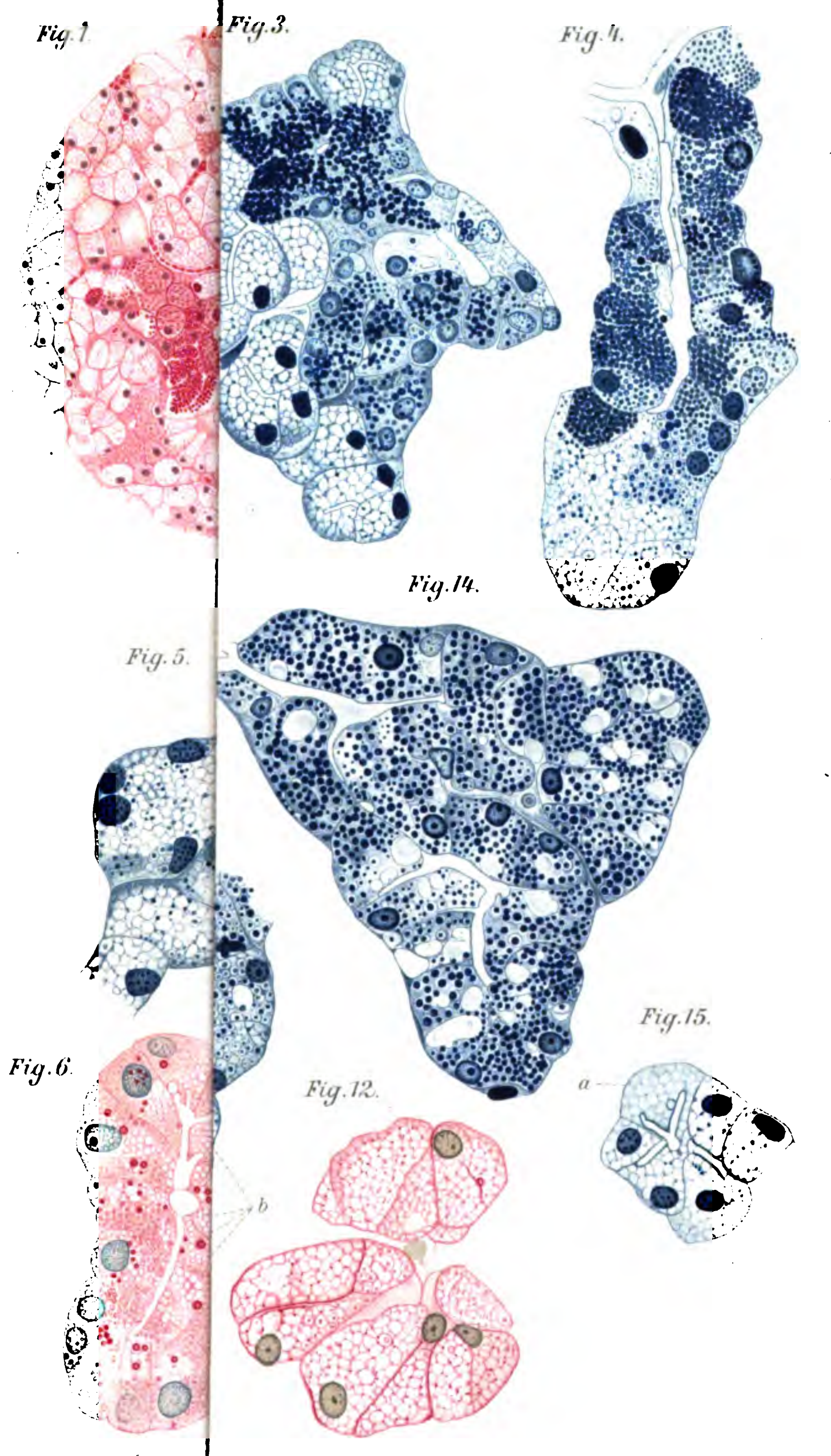
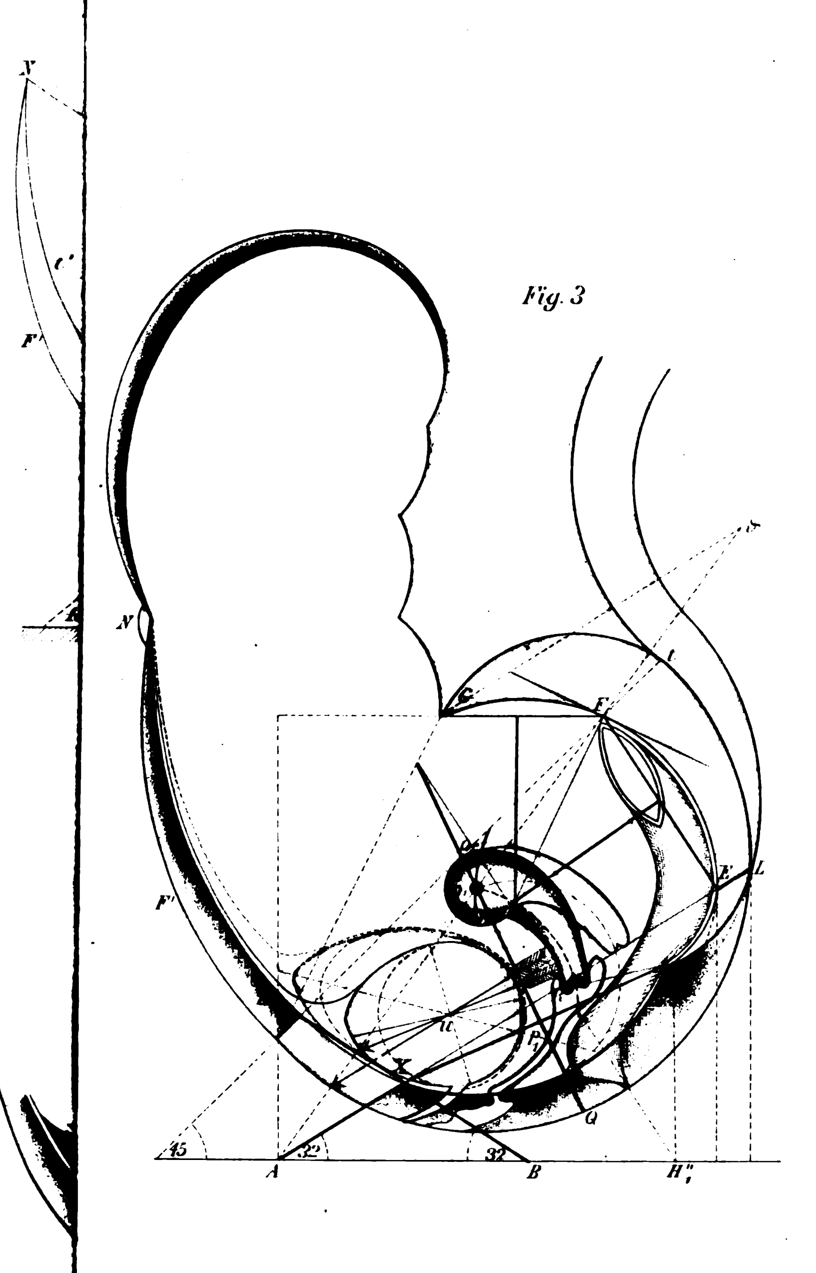
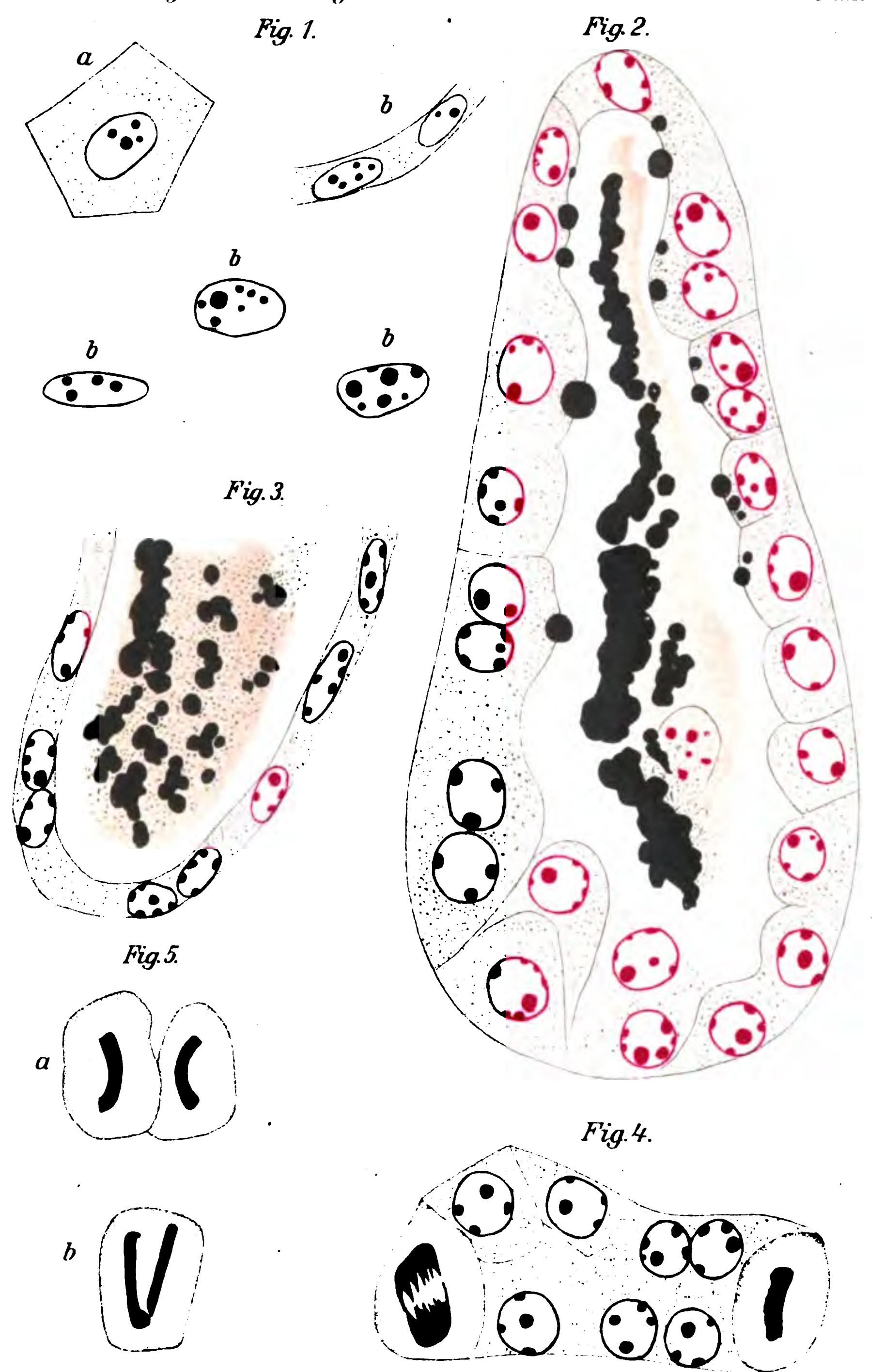


Fig. 6.



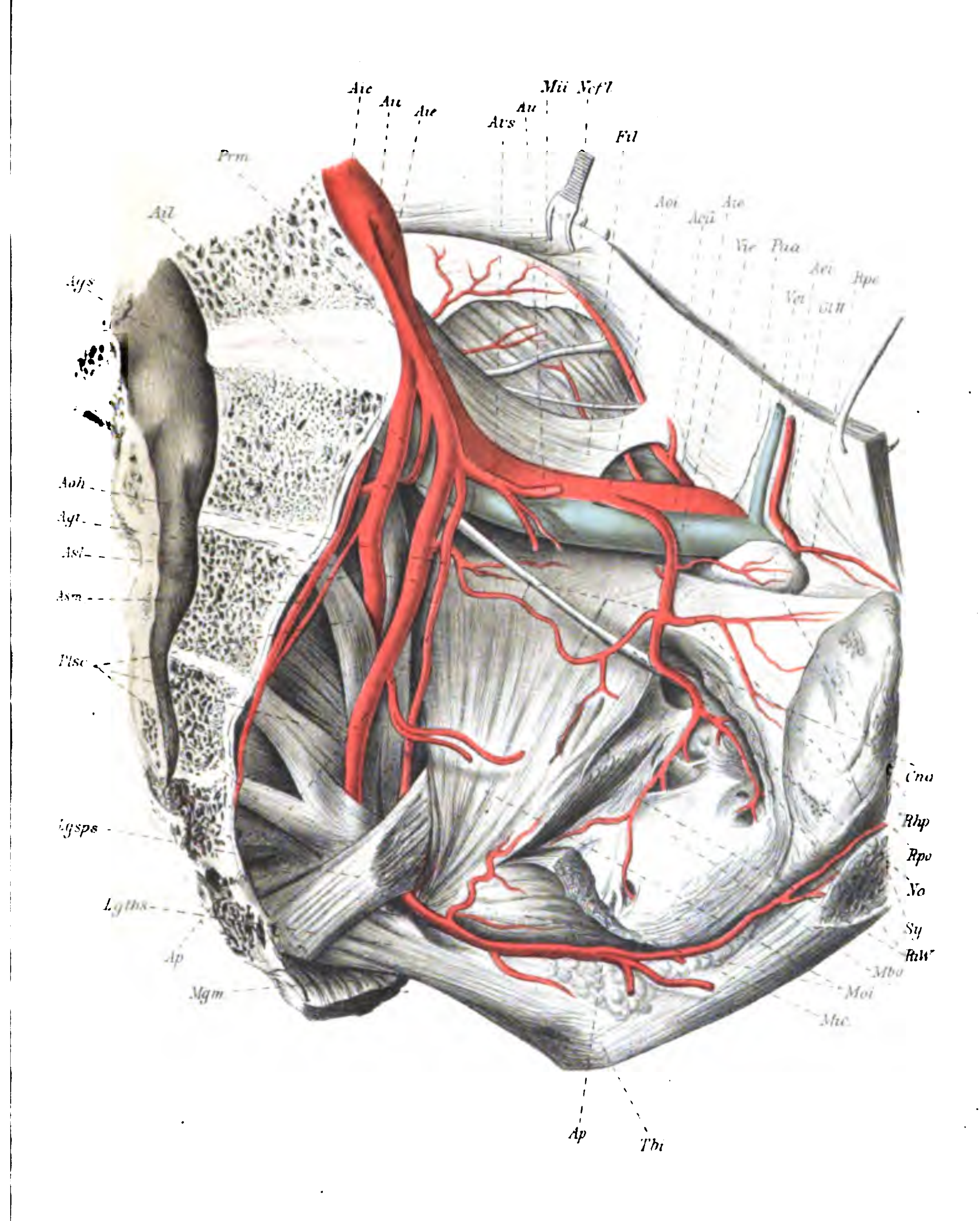

Fig. 1.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 14.
Fig. 5.
Fig. 15.
a
Fig. 6.
Fig. 12.
b


Fig. 3
N
F'
C'
G
F
L
E
u
P
Q
X
A
B
H''
45
32
32



Veit & Comp.


Fig. 2.
Dotte
9
8
7
6
Fig. 7.
am
b
al
Fig. 6.
ch
b
al
dh
Fig. 4.
mp
k
mes
z
z
ch
am
M
cn
kp
mp
m'
d
c
c
b
al
ch
es
h
Fig. 11.
ch
dh
Fig. I.
g
ch
d.st.
g



Verlag Veit & Comp. Leipzig.



